Nothing!

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVII, ВЫП. 1

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА ☆ 1948

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

ТОМ XXVII — 1948 — ВЫПУСК 1

январь—февраль

Адрес редакции:

Москва, 9, ул. Герцена, 6, Институт зоологии Московского ордена Ленина государственного университета им. М. В. Ломоносова, редакция Зоологического журнала

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

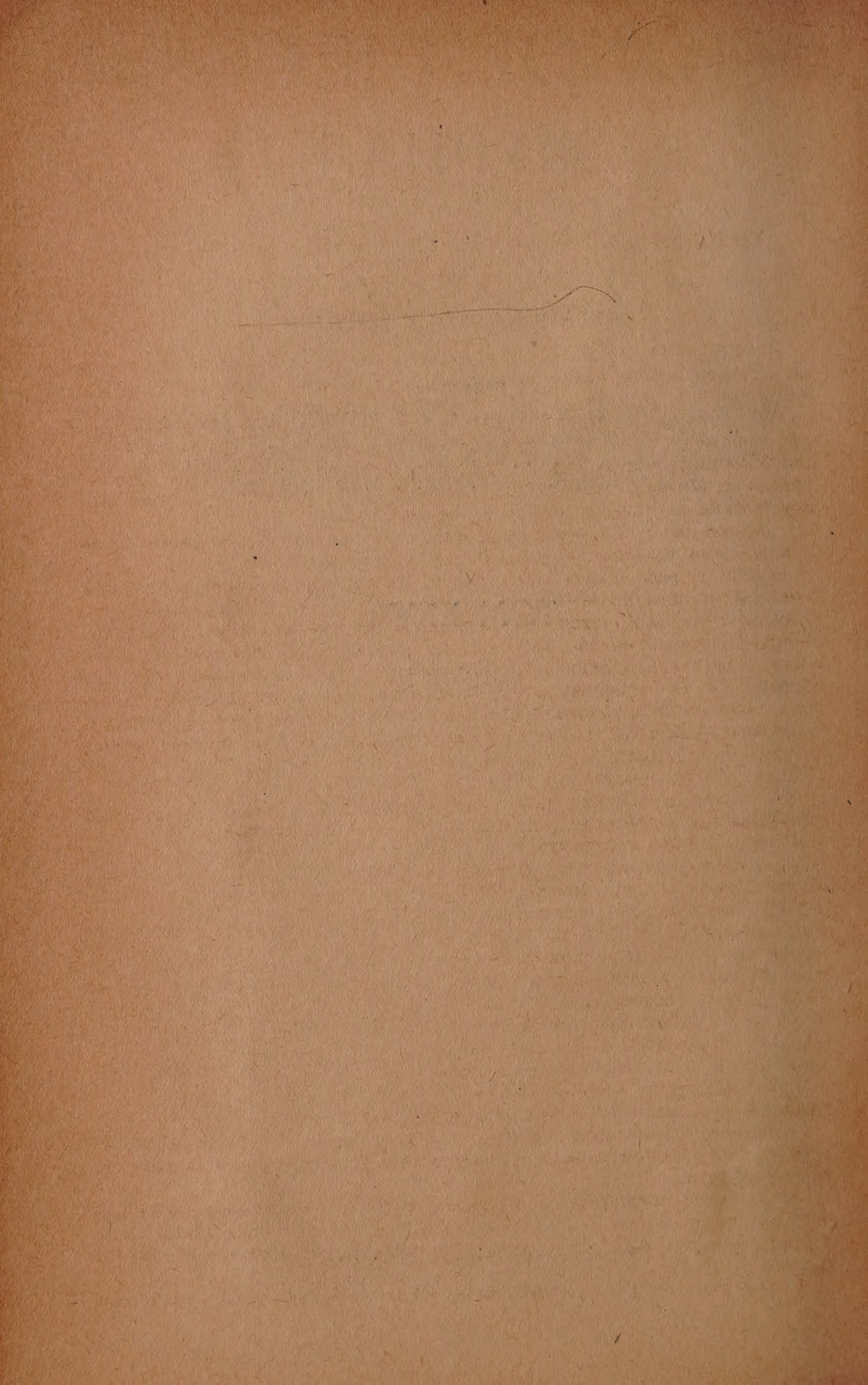
ОСНОВАН акад. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ

ТОМ XXVII

ВЫПУСК 1

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА ★ 1948



ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 1

ГОДОВАЯ ДИНАМИКА ПИЩЕВОЙ КОНКУРЕНЦИИ РЫБ

А. А. ШОРЫГИН

Лаборатория гидробиологии ВНИРО

В 1939 и 1944 гг. мы [7, 9] с помощью разработанного нами способа количественного изучения пищевой конкуренции разобрали статику этого явления, а затем [10] на одном примере и его сезонную динамику. В настоящее время мы имеем возможность проследить и его годовую динамику, т. е. те изменения, которые наблюдаются как в силе пищевой конкуренции, так и в отдельных ее составляющих при тех изменениях, которые происходят в водоеме в количестве и составе кормовой базы и ее потребителей в разные годы.

Так же как и в предыдущих трех статьях, мы будем иметь дело с пищевыми взаимоотношениями рыб Северного Каспия.

В 1941 г. лабораторией гидробиологии Волго-Каспийской рыбохозяйственной станции ВНИРО под руководством Н. Н. Спасского был собран значительный материал по питанию рыб, равно как и материал по состоянию их кормовой базы. Мы получили, таким образом, возможность сравнить эти данные с теми, которые были получены нами по сборам 1935 г. Сравнение могло быть проведено по шести рыбам. Материал, собранный в течение обоих лет, не был вполне равноценен как с количественной (табл. 1), так и с качественной стороны. Количественно сборы 1941 г. были вдвое меньше. Главное же заключалось в том, что хотя в течение обоих лет район сборов остался почти тем же, но в 1941 г. материал собирался во время стандартных разрезов, которые покрывали этот район менее равномерно, чем правильная сетка станций, сделанная в 1935 г. Тем не менее сравнение дало, как мы увидим, интересные результаты. Сборы 1941 г. были обработаны: по вобле — А. К. Саенковой, по лещу — М. М. Брискиной и все остальные — А. Е. Павловой. Всем этим лицам я выражаю глубокую благодарность за разрешение пользоваться их данными.

Таблица 1

Количество обработанного материала (кишечников рыб)

Название рыбы	1935 г.	1941 г.
Rutilus rutilus caspius . .	5800	3385
Abramis brama	1572	470
Acipenser güldenstedti . .	349	57
Gobius fluviatilis pallasi .	1401	118
G. melanostomus affinis .	161	64
Bentophilus macrocephalus	103	254
Всего. . .	9386	4348

Разберемся сначала в тех изменениях, которые произошли в характере питания интересующих нас видов рыб и количестве и составе их кормовой базы.

Количество потребителей, в пределах учитываемых нами шести видов, за это время уменьшилось на 43%, состав их изменился на 16%. Произошло это за счет уменьшения количества всех видов, кроме осетра.

Количество кормовых организмов (бентоса и тех рыб, количество

которых мы можем учесть) с 1935 по 1941 г. также уменьшилось (табл. 2) [1] с 42 до 18 г/м².

Очень сильно изменился и состав кормовых организмов. Основными характерными чертами этих изменений было увеличение значения высококалорийной части кормовой базы (червей с 1 до 10%, ракообразных с 4 до 18,5%) и падение значения моллюсков (с 90 до 66%). Причины этих изменений заключались в резком изменении гидрологического и гидрохимического режимов Северного Каспия в связи с падением уровня моря и были уже подробно обсуждены в работе Бирштейна [1] и нашей [8].

В общем с 1935 по 1941 г. количество кормовых организмов уменьшилось на 56%, т. е. больше чем вдвое, состав же их изменился на 58%. Изменения в количестве и составе кормовой базы были, таким образом, значительно больше, чем изменения в количествс и составе ее потребителей. В особенности это относится к составу.

Характер питания (табл. 2) взятых нами видов также изменился. Не вдаваясь в подробности, укажем, что в основном эти изменения сводились к увеличению значения в питании рыб ракообразных (кроме леща) и червей (кроме воблы) и уменьшению значения моллюсков (кроме осетра и G. fl. pallasi). Увеличилось, следовательно, значение высококалорийной пищи и уменьшилось значение малокалорийной. В связи с этим уменьшился (кроме как у осетра), по отношению к весу рыбы, и их рацион, который мы вычисляли прежним способом [9], исходя из экспериментальных данных Кривобока [6], Карпевич [5] и Боковой [2, 3]. В результате уменьшения рациона большинства взятых нами рыб количество потребленных ими в течение 1941 г. организмов уменьшилось сильнее, чем их собственное количество. Если количество интересующих нас потребителей уменьшилось с 1935 по 1941 г., как мы уже видели, на 43%, то количество потребленных организмов уменьшилось на 49%. Что касается состава потребленных организмов (табл. 3), то он изменился, конечно, в том же направлении, что и характер питания рыб. Увеличилось значение в потреблении червей (с 2 до 9%, т. е. больше чем в четыре раза) и ракообразных (с 27 до 44%, т. е. в полтора раза), и уменьшилось значение моллюсков (с 66 до 43%, т. е. тоже в полтора раза). Изменение характера питания рыб и состава потребленных ими организмов шло, таким образом, совершенно в том же направлении, что и изменение состава их кормовой базы. Этот параллелизм выступает даже в деталях. Так, в результате сильного осолонения большей части Северного Каспия в 1936—1939 гг. [8] там сначала сильно уменьшилось количество преснолюбивых видов (в частности Adacna и Dreissena) и резко увеличилось количество видов соленолюбивых (в частности Cardium); затем, после начала в 1940 г. нового опреснения, стало вновь быстро увеличиваться количество некоторых преснолюбивых форм (Adacna). В результате в 1941 г. в составе кормовой базы увеличилось по сравнению с 1935 г. значение Cardium и Adacna и уменьшилось значение Dreissena и Monodacna. Совершенно таким же образом изменилось значение этих организмов в потреблении их рыбами.

Интересно, что в течение обоих лет состав потребляемых организмов отличался от состава кормовой базы в одном и том же направлении, а именно, в направлении относительно более интенсивного потребления высококалорийной части кормовой базы. Действительно, если ракообразные в 1935 и 1941 гг. составляли соответственно 1,5 и 3,4%

---

[1] Некоторое изменение цифр, приводимых в табл. 2, по сравнению с аналогичной таблицей в работе 1944 г. [9] объясняется тем, что, в связи с меньшим количеством сравниваемых видов, несколько изменился район, охваченный сборами, что вызвало необходимость пересчета.

Таблица 2

Характер питания рыб (%) и величина их кормовой базы (г/м²) в Северном Каспии

Кормовые организмы	Rut. rutilus caspius		Abramis brama		Acip. güldenstedti		G. fl. pallasi		G. mel. affinis		Bent. macrocephalus		Bentos	
	1935	1941	1935	1941	1935	1941	1935	1941	1935	1941	1935	1941	1935	1941
Cumacea	1,3	2,3	39,1	15,3	1,7	39,9	21,0	17,2	6,8	8,9	5,0	17,2	0,21	0,03
Gammaridae	1,4	11,0	5,4	11,0	9,1	3,6	28,4	26,8	20,3	16,0	10,0	27,8	0,69	0,88
Corophiidae	2,9	5,9	20,0	35,0	8,9	8,1	22,0	23,3	5,5	20,1	2,4	16,8	0,64	2,46
Mysidae	0,59	0,16	4,0	0,06	1,4	0,2	6,6	5,1	1,5	0	0	2,4		
Decapoda	0,01	0	0	0	3,1	0	1,1	0	0	0	0	0		
Crustacea	6,2	19,36	68,5	61,36	24,2	51,8	79,1	72,4	34,1	45,0	17,4	64,2	1,54	3,42
Adacna	17,8	33,1	12,5	7,9	1,5	0,8	1,1	1,3	0	0	6,5	10,8	2,71	5,31
Didacna	5,5	6,5	0,9	0	0	1,4	1,1	0	3,9	0	3,0	0	14,12	2,06
Monodacna	18,5	8,97	1,5	0,3	0	17,0	0,6	8,8	3,7	0	31,0	6,2	4,79	0,12
Cardium	1,3	6,8	0,004	0	0	0,2	2,1	2,7	22,0	7,3	5,0	0	1,30	2,62
Dreissena	48,0	14,3	2,5	0,01	0,2	4,7	9,9	0	14,1	21,0	0,2	5,2	13,54	2,02
Mytilaster	0,0001	0,23	0,5	0	0	0,4	0	0	5,4	7,4	0	0,1	1,80	0,014
Gastropoda	2,0	0,63	1,3	0,06	0	0,4	0,7	0	8,4	1,7	36,0	4,5		
Mollusca	93,1	70,53	19,2	8,27	1,7	24,9	15,5	12,8	57,5	37,4	81,7	26,8	38,26	12,144
Vermes	0,4	0,09	7,0	25,75	0	3,3	2,2	8,0	0	1,2	0	1,4	0,46	1,80
Chironomidae	0,3	0	5,3	0	7,2	0	3,2	0	8,4	0	1,0	0	0,37	0,16
G. fluviatilis	0	0	0	0	8,2	10,10	0	0	0	0	0	5,6	1,59	0,8
B. macrocephalus	0	0	0	0	58,7	2,3	0	0	0	0	0	0	0,12	0,1
Pisces	0	0,8	0	0,15	0	12,4	0,8	0	14	0	0	5,6	1,71	0,[illegible]

рмовой базы, то значение их в потреблении рыбами равнялось 27 и 44%. Любопытно, что степень отклонения состава потребления от состава кормовой базы в течение обоих лет была почти одной и той же. В 1935 г. они разнились на 38%, а в 1941 — на 34%, т. е. в 1941 г. состав потребления стал ближе к составу кормовой базы, чем в 1935 г. Оказалось далее, что с 1935 по 1941 г. состав потребленных организмов изменился на 32%, т. е. он оказался значительно стабильнее состава кормовой базы (изменение на 58%).

Таблица 3

Размер и состав потребления кормовых организмов

Кормовые организмы	г/м² 1935	г/м² 1941	% 1935	% 1941	Кормовые организмы	г/м² 1935	г/м² 1941	% 1935	% 1941
Cumacea	18,20	10,0	12,0	13,0	Vermes	3,09	7,10	2,1	9,2
Gammaridae	9,03	10,2	6,0	13,2	Chironomidae	3,28	1,5	2,2	2,0
Corophiidae	13,76	13,7	9,1	17,8					
Crustacea	40,99	33,9	27,1	44,0		146,97	79,8	97,4	98,4
Adacna	21,95	15,0	14,5	19,5	Gobius	0,48	1,0	0,3	1,3
Didacna	6,01	2,6	4,0	3,4	Benthophilus	3,45	0,2	2,3	0,3
Monodacna	19,44	5,9	12,9	7,6					
Cardium	2,40	3,0	1,6	3,9					
Dreissena	49,50	6,6	32,8	8,5	Pisces	3,93	1,2	2,6	1,6
Mytilaster	0,33	0,2	0,2	0,3					
Mollusca	99,09	33,3	66,0	43,2	Всего	150,92	77,0	100	100

Если мы сведем все полученные нами данные, то окажется, что наименее сильно изменился состав потребителей (на 16%) и наиболее сильно состав кормовой базы (на 58%). Это заставляет нас придти к тому выводу, что ведущей причиной изменения состава питания и состава потребленных организмов (изменение на 32%) были именно изменения, происшедшие в кормовой базе. Это подтверждается и тем, что и характер питания и состав потребления изменились в том же направлении, что и состав кормовой базы. Что же касается количественной стороны дела, то окажется, что с 1935 по 1941 г. уменьшились как размер кормовой базы, так и количество потребителей, а следовательно, и размер потребления. При этом, однако, размер кормовой базы уменьшился несколько сильнее (на 56%), чем размер потребления (на 49%). Мы имеем, таким образом, право ожидать в 1941 г. в пределах Северного Каспия более острую пищевую конкуренцию, чем в 1935 г.

В табл. 4 приведены данные о силе пищевой конкуренции, наблюдавшейся между шестью избранными нами рыбами в 1935 и 1941 г.

Ввиду того, что, как уже говорилось, в 1941 г. биомасса некоторых организмов в бентосе не была учтена, нам пришлось произвести перерасчет тех данных, которые были получены нами [9] для 1941 г. Только при этом условии сравнение могло быть безупречным.

Посмотрим прежде всего, как изменилась конкуренция отдельных видов с другими видами в смысле относительного значения этих последних для избранного вида. У G. mel. affinis в этом отношении ничего не изменилось. В 1935 г. основным его конкурентом был лещ, затем в порядке убывания силы конкуренции шли: G. fl. pallasi, вобла, осетр и на последнем месте стоял B. macrocephalus. Совершенно тот же порядок сохранился и в 1941 г. Сохранили свои прежние места и

Таблица

Сила пищевой конкуренции между рыбами в 1935 г. (верх) и в 1941 г. (низ) в конкалиях (Северный Каспий)

Название рыбы	Bent. macroc.	G. mel. affinis	G. fl. pallasi	Rut. rut. caspius	Abramis brama	Acip. güld.	Сумма
Bent. macrocephalus	3/18	4/8	45/147	36/91	82/192	2/31	172/487
G. mel. affinis	4/8	12/27	55/57	12/20	70/78	4/8	157/192
G. fl. pallasi	45/147	55/51	159/140	31/140	362/265	26/118	678/861
Rut. rutilus caspius	36/91	12/20	31/140	96/135	49/54	3/39	227/479
Abramis brama	82/192	70/78	362/265	49/54	737/392	25/91	1325/1072
Acip. güldenstedti	2/31	4/8	26/118	3/39	25/91	402/116	462/403

основные конкуренты B. macrocephalus (лещ, G. fl. pallasi и вобла), осетра (G. fl. pallasi и лещ) и леща (G. fl. pallasi и B. macrocephalus). У этих видов изменился, и то очень слабо, порядок второстепенных конкурентов. Очень небольшие изменения произошли и у G. fl. pallasi. У этого вида порядок конкурентов остался по существу прежним, за одним только исключением. Второй по силе конкурент его 1935 г., а именно G. mel. affinis, стал наименее сильным конкурентом в 1941 г., хотя сила конкуренции между ними в течение этих двух лет практически не изменилась (соответственно 55 и 51 конкалия). Произошел же этот сдвиг в результате резкого обострения в 1941 г. конкуренции между G. fl. pallasi, с одной стороны, и B. macrocephalus, воблой и осетром — с другой. Наибольшие изменения произошли у воблы. В 1935 г. основным ее конкурентом был лещ, в 1941 г. — G. fl. pallasi. На втором месте в течение обоих лет стоял B. macrocephalus. Поменялись местами и второстепенные ее конкуренты. — G. mel. affinis и осетр. Мы видим, таким образом, что изменения, происшедшие в порядке конкуренции с другими видами, у всех видов, кроме как у воблы, были крайне невелики. Что же касается воблы, то из всех взятых нами видов именно этот вид оказался наиболее пластичным. Таким образом, и это исключение с биологической точки зрения становится понятным.

Если мы обратимся теперь к изменениям в силе конкуренции, в частности к той суммарной силе, которую пришлось испытать отдельным видам (включая сюда и внутривидовую конкуренцию), то окажется, что у одного вида (G. mel. affinis) она практически осталась почти стабильной, у трех видов (B. macrocephalus, G. fl. pallasi и воблы) увеличилась и у двух видов (леща и осетра) уменьшилась. Посмотрим, за счет чего это произошло. У G. mel. affinis не только сохранился уровень суммарной силы конкуренции, но и сила конкуренции с другими видами изменилась на очень небольшие величины. Наиболее сильно увеличилась сила внутривидовой конкуренции этого вида. Произошло это в основном за счет усиления конкуренции из-за Mytilaster. Уменьшение биомассы этого моллюска (табл. 2) может объясняться как действительным уменьшением в результате опреснения, начавшегося в 1940 г.,

как и кажущимся уменьшением в результате меньшего охвата станциями глубоководного района Северного Каспия. Зато увеличение значения Mytilaster в питании G. mel. affinis несомненно вполне реально и хорошо согласуется с тем, что мы писали [7] о приспособлении каспийского G. melanostomus к питанию этим новым вселенцем в Каспий в свете питания этого бычка в Азовском море. Таким образом, усиление конкуренции внутри этого вида именно за счет Mytilaster представляется биологически вполне вероятным.

Суммарная сила конкуренции леща снизилась почти на четверть; произошло это за счет снижения внутривидовой конкуренции и конкуренции с G. fl. pallasi. И в том и в другом случае это объяснялось снижением конкуренции из-за Cumacea, в результате сильного снижения значения этой группы организмов в питании обоих видов рыб (особенно леща). Это снижение произошло несмотря на падение их биомассы. Между прочим, именно это падение и без того небольшой биомассы Cumacea могло служить причиной отхода от питания ими указанных рыб.

Суммарная сила конкуренции осетра снизилась за счет ослабления его внутривидовой конкуренции из-за пуголовок, значение которых в его питании в 1941 г. резко уменьшилось. Это ослабление было настолько сильным, что не было перекрыто даже усилением конкуренции из-за ракообразных, моллюсков и червей, которое произошло в результате перехода осетра в значительной степени на питание этими группами.

Очень сильно увеличилась суммарная сила конкуренции B. macrocephalus. Произошло это за счет усиления его конкуренции с G. fl. pallasi и лещом (за счет конкуренции из-за Cumacea, значение которых в пище пуголовки возросло в три раза) и воблой (за счет конкуренции из-за Monodacna). Ведущей причиной здесь было, повидимому, резкое падение биомассы моллюсков (в частности Monodacna), вызвавшее сильное (в три раза) обострение конкуренции B. macrocephalus с воблой. Дальнейшим следствием был переход пуголовки на усиленное потребление ракообразных, значение которых в ее питании с 1935 по 1941 г. увеличилось с 17 до 64%! Это же, в свою очередь, повело к обострению ее конкуренции с основными ракоедами Северного Каспия — лещом и G. fl. pallasi.

Возросла несколько и суммарная сила конкуренции G. fl. pallasi. Произошло это за счет увеличения его конкуренции с B. macrocephalus, осетром (за счет конкуренции из-за Cumacea, значение которых в питании самого G. fl. pallasi, хотя несколько и снизилось, но зато очень сильно возросло в питании обоих других видов) и воблой (за счет конкуренции из-за Monodacna). В этом последнем случае ведущей причиной было колоссальное падение биомассы этого моллюска в результате осолонения Северного Каспия. Повышение конкуренции G. fl. pallasi с этими тремя видами было несколько компенсировано снижением его конкуренции с лещом, о чем мы уже говорили.

Суммарная сила конкуренции воблы увеличилась больше чем вдвое, причем повысилась не только внутривидовая конкуренция, но и конкуренция со всеми, охваченными нами, ее конкурентами. Конкуренция воблы с B. macrocephalus, G. fl. pallasi, осетром и внутривидовая конкуренция возросли в основном за счет конкуренции из-за Monodacna (причина — резкое падение биомассы моллюска), а с G. mel. affinis — из-за Gammaridae (причина — повышение значения этой группы в питании воблы). Сила конкуренции воблы с лещом хотя и возросла, но крайне слабо.

Мы видим, что те изменения, которые произошли в пищевой конкуренции охваченных нами шести видов, объясняются просто и биологически правдоподобно. В свете тех сдвигов, которые произошли в раз-

мерах и составе кормовой базы, ясны и их причины. Интересно, что при том очень большом количестве отдельных пищевых связей, которые нам пришлось охватить, изучая конкуренцию только шести видов (всего 216 отдельных связей), нам для объяснения происшедших изменений пришлось рассмотреть лишь очень небольшое число их (всего 16 связей, или 7,5% от общего числа пищевых связей). Только эти немногие связи оказались ведущими в тех изменениях, о которых мы говорили. Изменения же, происшедшие в громадном количестве остальных связей, имели лишь незначительные размеры и взаимно компенсировались.

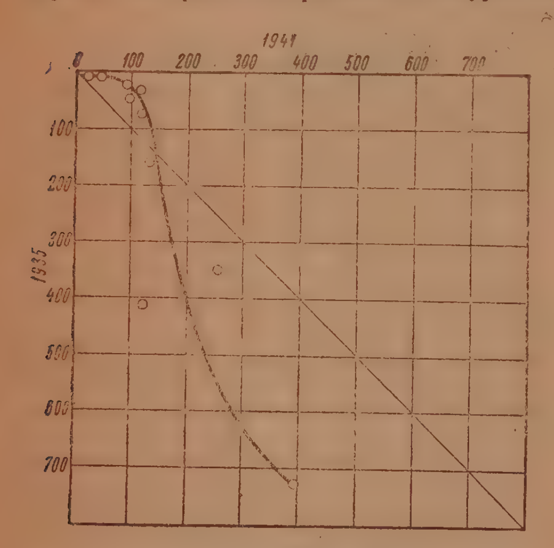
Полученная и рассмотренная нами картина тех изменений, которые произошли в пищевой конкуренции рыб Северного Каспия с 1935 по 1941 г., оказалась, как мы видели, биологически достаточно правдоподобной. Мы можем проверить ее правильность, однако, еще одним путем, а именно сопоставлением с изменением темпа роста рыб за два указанных года. Действительно, мы уже видели, что суммарная конкуренция одних рыб возрасла, а других упала. Если это так, то это должно было неизбежно отразиться на темпе роста этих рыб. В первом случае темп роста должен был в 1941 г. по сравнению с 1935 г. снизиться, во втором — возрасти. К сожалению, мы можем использовать этот путь только в отношении двух рыб, а именно в отношении воблы и леща. Объясняется это тем, что из взятых нами шести видов данные о темпе роста имеются только в отношении этих двух. Зато само сопоставление темпа роста именно этих двух видов представляется удачным, так как суммарная сила пищевой конкуренции одного из них увеличилась, другого же упала. В отношении леща мы можем ждать в 1941 г. улучшения его темпа роста по сравнению с 1935 г., в отношении воблы — ухудшения.

Сведения о темпе роста обоих видов подтверждают это предположение. По данным Дементьевой, любезно предоставленным в наше распоряжение, трехлетки леща в 1935 г. в среднем увеличили свою длину на 3,0 см, четырехлетки — на 1,8 см. Соответствующие числа для 1941 г. составили 3,4 и 2,7 см. Другими словами, темп роста леща в 1941 г. был значительно лучше, чем в 1935 г., что полностью соответствует также значительно снизившейся суммарной силе пищевой конкуренции этого вида. Даже числовые значения этих двух изменений совпадают. Темп роста улучшился в общем на 12,7%, конкуренция снизилась на 12,4%. Следует подчеркнуть, что этому полному цифровому совпадению двух явлений, установленных на основании совершенно различных материалов и совершенно различными методами, мы не придаем серьезного значения и считаем его случайным. Наши материалы в обоих случаях слишком дефектны, чтобы считать его закономерным. Указать на него, однако, мы все же были должны. По данным Монастырского, также любезно предоставленным нам, прирост четырехлеток воблы в 1935 г. составил 0,6, пятилеток — 1,8 и шестилеток — 1,6 см. Для 1941 г. соответствующие числа были 1,3, 1,3 и 1,5 см. В двух случаях темп роста воблы в 1941 г. был, как мы и ожидали, хуже, чем в 1935 г., и только в одном, а именно у четырехлеток — лучше.

Мы привели для проверки правильности наших результатов все те сопоставления темпа роста, какие мы смогли. В четырех случаях из пяти мы получили полное подтверждение правильности наших положений, в одном случае наметилось расхождение. Оно объясняется, однако, по нашему убеждению, некоторой дефектностью данных по темпу роста младших возрастов воблы в 1935 г. Действительно, прирост четырехлеток в 0,6 см по сравнению с размерами прироста следующих возрастных категорий (1,3 и 1,5 см) слишком мал. Если же мы возьмем из тех же материалов прирост за 1935 г. трехлеток (сравнитель-

ного материала по 1941 г. нет), то окажется, что они за год не только не увеличились в длину, но даже уменьшились на 0,1 см, что явно невозможно. Те данные, которые получены нами по изменениям силы пищевой конкуренции, подтверждаются, таким образом, и материалами по изменениям темпа роста рыб. Это подтверждение является серьезным доказательством в пользу пригодности предложенного нами способа количественного изучения пищевой конкуренции рыб.

Нам остается рассмотреть изменение еще только одной величины, а именно общей силы пищевой конкуренции, которая существовала между и в пределах всех шести избранных нами видов. В 1935 г. она равнялась 2215, а в 1941 г. 2161 конкалии. Общая сила пищевой конкуренции осталась, таким образом, в течение этих двух лет практически неизменной (уменьшение на 2,4%), и это несмотря на то, что размер кормовой базы сократился значительно сильнее, чем количество ее потребителей и размер потребления. Каким образом это могло произойти? До сих пор нами были установлены только два пути, которые в случае обострения напряжения конкуренции смягчали или вовсе исключали увеличение ее силы. Эти два пути заключались в расхождении мест откорма отдельных видов и в расхождении характера их питания (Желтенкова [4]), т. е. в уменьшении объема конкуренции. Смещения, происшедшие в 1941 г. в относительном расположении пастбищ рыб, были настолько незначительными, что никак не могли объяснить обнаруженного нами феномена. Оставалось искать это объяснение в уменьшении объема конкуренции. Между тем фактический материал дал как раз обратный результат. В 1935 г. средний объем конкуренции между шестью взятыми видами равнялся 47%, в 1941 г. — 75%, т. е. он не только не уменьшился, но, наоборот, увеличился и притом даже весьма значительно. Он увеличился при этом во всех без исключения случаях. Таким образом, в силу большего, по сравнению с размерами потребления, уменьшения размеров кормовой базы напряжение конкуренции должно было возрасти, объем конкуренции возрос, сила же ее осталась неизменной. Множимое и множитель увеличились, произведение осталось прежним. Результат настолько парадоксальный, что мы сначала приписывали его какой-то ошибке, вкравшейся в наши вычисления, и произвели полный пересчет всего материала. Все осталось по-прежнему. Загадка разъяснилась только тогда, когда было прослежено изменение каждого случая конкуренции между и в пределах отдельных видов, изменение каждой отдельной пищевой связи. Оказалось (рисунок и табл. 5), что во всех случаях, когда в 1935 г. имелась незначи-



Изменение силы пищевой конкуренции в 1941 г. по сравнению с 1935 г.

Таблица 5

Изменение силы пищевой конкуренции с 1935 по 1941 г.
(в конкалиях)

Сила конкуренции в 1935 г.		0—12,5	12,5—25	25—37,5	37,5—50	50—100	150—200	300—400	500—750
Среднее для 1935 г.		6	25	31	47	76	159	362	569
Средняя сила тех же случаев конкуренции для 1941 г.	в конкалиях	22	91	116	100	114	140	265	254
	в % от силы 1935 г.	378	364	375	214	150	89	73	45

тельная (меньше 150 конкалий) сила конкуренции, эта сила в 1941 г. увеличилась.

Во всех случаях, когда имелась большая сила конкуренции, она ослабла. Огромное большинство могочисленных слабых пищевых связей усилилось (табл. 6), все сильные пищевые связи ослабли. В свете этого обнаруженное нами парадоксальное явление становится понятным.

Таблица 6

Изменение силы отдельных пищевых связей с 1935 по 1941 г.
(в конкалиях)

Сила пищевых связей в 1935 г.	0—10	11—20	21 - 30	41—50	51— 00	251—300	351—400	651—700
Среднее для 1935 г.	1	16	26	44	64	287	396	657
Средние величины соответствующих связей для 1941 г.	4	27	36	15	72	193	0,9	194

Увеличилось не множимое (объем конкуренции), а сумма множимых, не множитель (напряжение), а сумма множителей, и осталось постоянным не произведение (сила конкуренции), а сумма произведений. Указанный эффект вполне возможен при условии увеличения многочисленных малых множителей и множимых за счет уменьшения менее многочисленных больших и при такой перестановке их, при которой избегается сочетание одновременно крупного множимого и множителя. Чисто математически полученный нами эффект стал понятен, но каково его биологическое объяснение? Очень простое: более равномерное использование рыбами их кормовой базы. В 1941 г. взятые нами виды более равномерно использовали эту базу, чем в 1935 г. Именно в результате этого усилились слабые пищевые связи и ослабли сильные. Дальнейшим же результатом неизбежно было усиление конкуренции в тех случаях, когда она была незначительной, и ослабление ее в тех случаях, когда она была сильной. Мы натолкнулись, следовательно, еще на один путь снижения силы конкуренции при возрастании ее напряжения. Этот путь опять-таки давно был известен и многократно упоминается в литературе, и мы лишь первые проследили его количественно.

Изученный нами конкретный случай оригинален в одном отношении. Обычно более равномерное использование кормовой базы, наблюдающееся при сокращении ее размеров, может быть достигнуто только переходом всех или большинства конкурентов на заменяющее или вынужденное питание, т. е. путем качественного ухудшения этого питания. В нашем случае сокращение кормовой базы сопровождалось качественным улучшением ее состава (увеличение значения высококалорийной пищи). В результате более равномерное использование кормовой базы повело не к ухудшению, а к улучшению качественного состава питания изученных рыб. Полному соответствию суммарной силы конкуренции за оба года в том виде, в котором она получилась у нас, мы не придаем значения и считаем его лишь счастливой случайностью. Для нас, однако, совершенно несомненно, что сила пищевой конкуренции, существующая между двумя видами или внутри вида, является величиной более постоянной, чем ее элементы — объем и напряжение, и что суммарная сила конкуренции, существующая между несколькими видами, является величиной более постоянной, чем сила конкуренции, существующая между двумя видами или в пределах одного вида.

В наших работах мы количественно проследили три пути, ведущие к стабилизации силы конкуренции при неблагоприятном нарушении соотношения между количеством потребителей и размерами их кормовой базы: 1) уменьшение объема конкуренции, т. е. переход видов на различное по возможности питание (правило Желтенковой), 2) расхождение мест питания и 3) более равномерное использование кормовой базы. Из этих путей наиболее мощным является третий, так как с его помощью может быть смягчена конкуренция, существующая между любым числом видов. Первые же два пути могут проявить себя в полной мере только между немногими видами, у которых нет других сильных конкурентов.

С помощью предложенного нами способа количественного изучения пищевой конкуренции мы проследили статику, сезонную и годовую динамику этого явления.

Во всех трех случаях мы пришли к ясным, биологически правдоподобным результатам, позволившим проследить количественным путем некоторые интересные закономерности. Это удалось сделать несмотря на все недостатки материала, несмотря на несомненную примитивность и грубость самого способа и несмотря на то, что некоторые изученные нами случаи были достаточно сложными и запутанными. Все это позволяет нам считать, что предложеннный нами способ оправдал себя. Было бы интересно, чтобы другие авторы на ином материале также использовали и проверили его, потому что совершенно несомненно, что только количественное изучение вопросов борьбы за существование позволит нам расшифровать это сложное явление.

Литература

1. Бирштейн Я. А., Годовые изменения бентоса Северного Каспия, Зоологический журнал, т. XXIV, вып. 3, 1945.—2. Бокова Е. Н., Суточное потребление и скорость переваривания корма воблой, Рыбн. хоз-во, № 6, 1938.—3. Бокова Е. Н., Потребление и усвоение кормов воблой, Тр. ВНИРО, т. XI, 1940.—4. Желтенкова М. В., К вопросу о пищевой конкуренции некоторых бентосоядных рыб Северного Каспия, Зоологический журнал. т. XVIII, вып. 5, 1939.— 5. Карпевич А. Ф., Потребление и усвоение корма рыбами, Рыбн. хоз-во, № 2, 1940.—6. Кривобок М. Н., Рост годовалого леща в озере Глубоком в связи с питанием, Изв. АН СССР, № 5, 1942.—7. Шорыгин А. А., Питание, избирательная способность и пищевые взаимоотношения некоторых Gobiidae Каспийского моря, Зоологический журнал, т. XVIII, вып. 1, 1939.—8. Шорыгин А. А., Изменение количества и состава бентоса Северного Каспия, Зоологический журнал, т. XXIV, вып. 3, 1945.— 9. Шорыгин А. А., Количественный способ изучения пищевой конкуренции рыб, Зоологический журнал, т. XXV, вып. 1, 1946.—10. Шорыгин А. А., Сезонная динамика пищевой конкуренции рыб. Зоологический журнал, т. XXV, вып. 5, 1946.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 1

НАБЛЮДЕНИЯ НАД МНОГОКРАТНОЙ ОТКЛАДКОЙ КОКОНОВ МЕДИЦИНСКИМИ ПИЯВКАМИ

Г. Г. ЩЕГОЛЕВ

Бделлологическая лаборатория Московского медицинского института Министерства здравоохранения РСФСР

Современное значение пиявководства (Щеголев, 1943, Синева [2]) делает весьма важным всестороннее изучение биологии размножения медицинской пиявки. Разработка нового метода ее быстрого выращивания (Синева [3]) ставит на очередь целый ряд вопросов, выяснение которых весьма важно для работы по селекции этого вводимого в культуру интересного червя. Одним из таковых является вопрос о способности медицинской пиявки к многократной, повторяющейся в течение нескольких лет откладке коконов. Значение этого вопроса для селекционной работы, когда от ценной для разведения особи желательно получить максимальное количество потомства, понятно само собой. Нижеприводимые данные, полученные в результате наблюдений в течение нескольких лет над откладкой коконов медицинскими пиявками, выведенными в лаборатории, могут послужить материалом для суждения об этом вопросе.

Литературные данные

Систематические наблюдения по этому вопросу в литературе отсутствуют. В сводках, обобщающих опыт пиявководов первой половины XIX в., почти никаких сведений о многократной откладке не приводится. Авторы останавливаются главным образом на вопросах времени наступления способности к размножению и на количестве откладываемых коконов и вылупляющихся из них нитчаток. В монографии Лейкарта-Брандеса (Leuckart-Brandes [6]) и в последних больших бделлологических сводках (Шлейп, Schleip [7]; Гертер, Herter [5]) этот вопрос остается также совершенно неосвещенным. У Эбрара (Ebrard [4]) можно найти краткое замечание, что животные при последующих кладках приносят больше коконов. В другом месте названный автор приводит одно свое наблюдение, когда две пиявки, отложившие два кокона в августе 1850 г., отложили в июле — сентябре 1851 г. 12 коконов. Была ли кладка 1850 г. первой, остается неизвестным. Гржимайло [1], подытоживая свой опыт двадцатилетнего разведения пиявок в прудах, рекомендует получать приплод от пиявок только один раз. С указанием Гржимайло не согласуются однако данные Синевой [2, 3], что пиявки, закончившие кладку, после отдыха в течение 6—8 месяцев, способны откладывать опять коконы, причем в большом числе.

Материал и методика

Пиявки, которые послужили для нижеописываемых наблюдений, вылупились в июле 1942 г. из коконов, отложенных в лаборатории несколькими особями, привезенными мной в 1941 г. из Армении и относящимися к форме Hirudo medicinalis officinalis. Вылупившиеся нитчатки с самого начала были разделены на две группы, № 20 и № 22, которые в дальнейшем никогда не смешивались. Группа № 20 перед посадкой на первую кладку была в свою очередь подразделена на две подгруппы, получившие соответственное наименование № 20-а и № 20-б. Кормления производились получаемой с бойни кровью млекопитающих (корова, свинья) или на человеке. Для откладки коконов пиявки помещались в маточники с торфяной почвой. При первых двух кладках пиявок сажали в общий маточник и подсчитывали общее количество коконов и нитчаток (вторая кладка). При третьей кладке каждая из пиявок помещалась в отдельный маточник и подсчет коконов и нитчаток производился отдельно для каждой особи.

№ 20-а. После семи кормлений, из которых шестое производилось на человеке, 2. VI. 1944 20 пиявок были посажены в маточник, в котором они пробыли с июня по сентябрь 1944 г. Из маточника было изъято 70 коконов (из которых три стерильных), в среднем на каждую пиявку 3,5 кокона.

В течение зимы 1944/45 г. пиявки кормились два раза — восьмое и девятое кормления,— причем второй раз на человеке в продолжение марта и апреля 1945 г. В конце июня 1945 г. девять из них были посажены в маточник, в котором они пребывали с июля по октябрь 1945 г. Из маточника было извлечено 23 кокона (из которых шесть стерильных), в среднем на каждую пиявку 2,6 кокона. Из 13 коконов (четыре кокона погибли) вышло 158 нитчаток. В течение зимы 1945/46 г. две пиявки погибли. Оставшиеся получили пищу один раз — 29. I. 1946 г. В середине июля 1946 г. они были посажены каждая в отдельный маточник, в которых они находились в течение полутора месяцев. Результаты этой третьей кладки представлены в табл. 1. В среднем на каждую пиявку пришлось 2,7 кокона и 44 нитчатки.

Таблица 1

№ подопытной пиявки	Количество оплодотворенных коконов	Количество стерильных коконов	Общее количество коконов	Количество нитчаток в каждом коконе	Общее количество нитчаток
1	2	—	2	16+8	24
19	4	—	4	9+19+21+17	66
62	2	—	2	13+14	27
75	1	—	1	23	23
157	4	—	4	18+19+16+12	65
158	3	—	3	20+22+18	60
159	3	—	3	16+19+10	45
Всего. . .	19	—	19	—	310

№ 20-б. Кормление до первой кладки велось совершенно одинаково с пиявками подгруппы 20-а. Первая кладка, на которую было посажено 17 пиявок, протекала в течение июня — октября 1944 г. и дала 35 коконов, из которых восемь оказались стерильными. В среднем на каждую пиявку приходилось 2,1 кокона.

Зимой 1944/45 г. было произведено только одно — восьмое — кормление (в ноябре). Летом 1945 г., с июля по октябрь, происходила вторая кладка, на которую было посажено 16 пиявок. Пиявки отложили 25 коконов, из которых 10 стерильных. Из 15 коконов вышло 177 нитчаток. В среднем, следовательно, на каждую пиявку пришлось по 1,5 кокона и по 11 нитчаток.

В течение зимы 1945/46 г. часть пиявок была употреблена в качестве материала для различных опытов, часть погибла. Кормились они два раза — в октябре 1945 г. на человеке и в июне 1946 г. на крови, полученной с бойни. Оставшиеся восемь особей были посажены на третью кладку, которая продолжалась в течение июля — сентября 1946 г. Результаты приведены в табл. 2. В среднем на каждую пиявку пришлось 3,6 кокона и 49 нитчаток.

№ 22. До посадки на первую кладку было произведено шесть кормлений, из которых два последних на человеке. Шестое кормление было произведено в течение января 1944 г. В июне 1944 г. было посажено на кладку 27 пиявок, пробывших в маточнике с июня по сентябрь

Таблица 2

№ подопытной пиявки	Количество оплодотворенных коконов	Количество стерильных коконов	Общее количество коконов	Количество нитчаток в каждом коконе	Общее количество нитчаток
123	1	1	2	23	23
124	5	—	5	24+15+19+14+11	83
125	1	3	4	9	9
126	5	—	5	16+19+20+17+17	89
127	1	2	3	11	11
128	4	—	4	23+19+17+19	78
129	3	1	4	23+24+21	68
130	2	—	2	15+19	34
Всего. . .	22	7	29	—	395

1944 г. Пиявки отложили 79 коконов, из которых 10 стерильных. Из коконов было добыто 613 нитчаток. В среднем, следовательно, на каждую пиявку 2,9 кокона и 22,3 нитчатки.

Между первой и второй кладками пиявки кормились дважды кровью с бойни, в последний раз в мае 1945 г. В июле 1945 г. десять из них были посажены в маточник, в котором они пробыли до ноября 1945 г., и отложили 23 кокона, все заключавшие зародыши. Количество вышедших нитчаток — 209. Итого, следовательно, на каждую пиявку 2,3 кокона и 20,8 нитчаток.

После второй кладки пиявки получали пищу два раза, в последний раз в июне 1946 г. В июле 1946 г. четыре из этих пиявок были посажены на кладку и пробыли в маточниках до конца августа 1946 г. Подсчет коконов и нитчаток приведен в табл. 3. В среднем на пиявку пришлось 4,2 кокона и 49 нитчаток.

Таблица 3

№ подопытной пиявки	Количество оплодотворенных коконов	Количество стерильных коконов	Общее количество коконов	Количество нитчаток в каждом коконе	Общее количество нитчаток
1	5	—	5	20+18+5+6+17	66
2	1	—	1	8	8
3	4	1	5	18+10+14+15	57
4	5	1	6	9+9+16+14+18	66
Всего. . .	15	2	17	—	197

Все пиявки — группы № 20 и 22 — после третьей кладки обнаруживают признаки вполне здоровых, активных животных. Точно так же пиявки всех трех пометов по своим качествам ничем не отличаются друг от друга. Нитчатки третьего помета представляют собой здоровых, активных животных, как и пиявки первых двух.

Обсуждение результатов

Если подвести итог этого первого опыта, где в течение четырех лет три группы медицинских пиявок, возраст которых был точно известен, находились под постоянным наблюдением в отношении питания и кладки, то результат получится довольно интересный. В противоположность утверждениям Гржимайло [1], пиявки, принесшие потомство дважды,

не уменьшают своей плодовитости. Так, в группе № 22 при первой и второй кладках пиявки принесли в среднем по 2,6 кокона, при третьей же — 4,2 кокона. В той же группе в первом помете на каждую пиявку приходилось 23 нитчатки, во втором 28 и в третьем 49 нитчаток. В группе № 20-б при первых двух кладках на каждую пиявку приходилось в среднем 2,2 кокона, при третьей — 3,6. Количество нитчаток на каждую пиявку во втором помете равнялось в среднем 11,8, в третьем — 44.

Было бы неправильным переоценивать сильное возрастание количества коконов и нитчаток в третьем помете по сравнению с первыми двумя, ибо при откладке в одиночку пиявки вообще склонны приносить большее количество коконов. Однако здесь важно отметить то обстоятельство, что пиявки при третьей откладке не обнаруживают какого-либо уменьшения плодовитости, как в отношении количества коконов, так и в отношении количества нитчаток. Вместе с тем, если сравнить средние числа отложенных при третьей кладке коконов, особенно в группе № 22, со средними числами, даваемыми Синевой [3], специально исследовавшей количество откладываемых медицинскими пиявками коконов, определяемое ею в 4—5, то их нельзя назвать малыми.

Результаты наблюдений представляют интерес и с точки зрения долголетия пиявок. Целый ряд авторов сообщает весьма отличающиеся друг от друга цифры продолжительности жизни медицинских пиявок; однако при этом они не основываются на результатах собственных наблюдений за жизнью пиявки с момента ее рождения, а главным образом заимствуют цифры из высказываний практиков и отрывочных наблюдений. В настоящей работе не только устанавливается вполне точно возможность достижения медицинскими пиявками более чем четырехлетнего возраста, но и обнаруживается, что пиявки на четвертом году своей жизни не проявляют признаков увядания, поскольку последнее может отражаться на понижении способности к размножению.

Выводы

1. В течение четырех с половиной лет велись наблюдения над размножением трех групп медицинских пиявок, возраст и происхождение которых были точно известны.

2. Ежегодно в течение трех лет находившиеся под наблюдением пиявки откладывали коконы.

3. По количеству коконов и нитчаток третья кладка не уступала первым двум, а скорей превышала их.

4. Наблюдения точно установили возможность достижения пиявками четырехлетнего возраста и сохранения ими в этом возрасте нормальной плодовитости.

Литература

1. Гржимайло И., Описание двадцатилетних опытов разведения пиявок, Зап. Ком. аккл. жив., 1, 1859.—2. Синева М., Наблюдения над выращиванием медицинских пиявок, Зоологический журнал, XXIII, 1944.—3. Синева М., Биологические наблюдения над пиявками-гематофагами. 1945 (диссертация).— 4. Ebrard E., Nouvelle monographie des sangsues medicinales, 1857.—5. Herter K., Oekologie, Bronns Klass. und Ordn. des Tierreichs, Bd. 4, Abt. 3, Buch. 4, 1937.—6. Leuckart-Brandes, Die Parasiten des Menschen, 1886—1901.—7. Schleip W., Ontogenie. Bronns Klass. und Ordn. des Tierreichs, Bd. 4, Abt. 3, Buch. 4, 1936.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 1

ХОЛОДОСТОЙКОСТЬ ПРЕСНОВОДНЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

Э. Я. ГРАЕВСКИЙ

Лаборатория гидробиологии и ихтиологии Ленинградского государственного университета (зав.— проф. Е. Ф. Гурьянова)

Животный мир умеренных и особенно северных широт ежегодно в течение более или менее продолжительного периода подвергается воздействию низких температур.

В силу особенностей своего местообитания гидробионты, по сравнению с наземными животными, подвержены значительно меньшим термическим колебаниям. Они редко подвергаются действию температур, лежащих ниже точки замерзания морской (не ниже — 3,3° С) или пресной (0°) воды. Однако и в водных бассейнах низкие температуры являются фактором, ограничивающим расселение животных.

Целый ряд морских беспозвоночных, обитающих на литорали, в зимний период при отливах подвергается воздействию отрицательных температур (Ушаков [24]).

Среди пресноводных гидробионтов также имеется много видов, обитающих в мелких пересыхающих водоемах и подвергающихся зимой воздействию температур ниже 0°. При температурах ниже 0° могут находиться в зимний период также многие гидробионты, обычно вмерзающие в лед, проводящие в этих условиях значительную часть года и «оживающие» при оттаивании.

Небольшое число работ, посвященных холодостойкости водных организмов, и их противоречивость побудили меня предпринять исследования в этом направлении.

1. Материал и методика

В качестве материала для настоящего исследования были использованы собранные из прудов Петергофского заповедника пресноводные Gastropoda: Limnaea stagnalis, Planorbis corneus, Viviparus viviparus; насекомые: Notonecta glauca, Acilius sulcatus, Ilybius sp. и личинки Sialis sp. и пресноводная Isopoda — Asellus aquaticus. Отдельные опыты были поставлены также с Planorbis planorbis, Gammarus pulex и Nepa cinerea.

Кроме определения температур замерзания и переохлаждения животных, а также их выживаемости до и после образования льда в теле при различных отрицательных температурах, производилось выдерживание животных во льду, в переохлажденной воде и в воздухе при температурах ниже 0°, без измерения температуры тела, с целью определения их холодостойкости в зависимости от состояния окружающей среды.

Измерение температуры тела животных и определение точек переохлаждения и замерзания производилось с помощью термоэлектрического метода (Граевский [5]).

2. Результаты исследования

Температуры замерзания моллюсков не обнаруживают межвидовых отличий [5]. Однако, в отличие от данных Пэйн (Payne [45—48]), в моих опытах с членистоногими наблюдаются, хотя и небольшие, видовые

отличия в температурах замерзания и переохлаждения (табл. 1), и во всех случаях температура замерзания насекомых, как взрослых, так и личинок (Sialis), лежит много ниже температуры замерзания моллю-

Таблица 1

Температура переохлаждения и замерзания членистоногих

Вид	Число опытов	Т-ра переохлаждения			Т-ра замерзания		
		макс.	средн.	миним.	макс.	средн.	миним.
Лето							
Asellus aquaticus	15	—4,05	—1,4	—0,2*	—1,05	—0,7	—0,2
Notonecta glauca	36	—7,1	—3,72	—1,1	—2,4	—1,55	—0,85
Sialis sp.	22	—8,45	—5,1	—1,0	—3,95	—1,83	—0,7
Ilybius sp.	10	—6,8	—6,36	—6,0	—2,35	—2,02	—1,75
Acilius sulcatus	15	—5,1	—2,5	—1,1	—2,0	—1,65	—0,9
Зима							
Asellus aquaticus	11	—5,4	—2,6	—0,76	—1,66	—0,68	—0,47
Notonecta glauca	15	—6,85	—3,85	—1,0	—2,0	—1,43	—0,8
Sialis sp.	10	—5,79	—4,28	—2,61	—1,71	—1,29	—0,95
Ilybius sp.	10	—7,0	—6,2	—4,3	—2,15	—1,9	—1,6
Acilius sulcatus	15	—4,25	—2,15	—1,0	—2,25	—1,4	—0,8

* Приводится температура начала замерзания, так как переохлаждения не наблюдалось.

сков. Asellus aquaticus в этом отношении занимает промежуточное положение.

Индивидуальные отличия в температурах замерзания, особенно низкие их величины, как это указывалось мною ранее [5], объясняются не только физиологическими особенностями и размерами организма, но также скоростью охлаждения. Естественно, что ошибка в температуре замерзания увеличивается с увеличением скорости охлаждения. При внесении организма сразу в среду с очень низкой температурой быстрота охлаждения тканей будет значительно больше, чем скорость образования льда, вследствие чего при скачке истинная температура замерзания не будет достигнута. По Максимову [20], охлаждавшему клубни картофеля при температурах среды —17,3°, —11,1° и —2,9° С, точка замерзания соответственно лежала при —1,89°, —1,72° и —1,22°, т. е. чем ниже была температура среды, тем ниже наблюдалась и температура замерзания ткани.

Туманов [23] указывает, что обычно живые растительные ткани замерзают при более низкой температуре, чем те же ткани, предварительно убитые. По Максимову [20], главная жилка листа Primula acualis замерзала: живая при —5,49°, а убитая при —1,86°С. Туманов считает, что это различие в температуре замерзания живой и мертвой ткани обусловлено затрудненностью кристаллизации воды в живых тканях вследствие непроницаемости неповрежденной протоплазмы для образующегося льда. Поэтому живая ткань замерзает не сразу, и при постепенной кристаллизации в ней жидкости мы не получаем истинной температуры замерзания. Он полагает, что в убитом растении скорость льдообразования будет значительно больше, чем в живой ткани, так как вследствие нарушения строения протоплазмы убитые клетки теряют свою непроницаемость для зародышевых кристаллов льда и быстрота кристаллизации жидкостей в убитых тканях приближается к быстроте образования льда в растворах.

Напротив, Лозина-Лозинский [19] отмечает отсутствие каких-либо различий в точках замерзания живой и раздавленной гусениц кукурузного мотылька, но указывает, что Δ раздавленных гусениц или икринок форели дают величины постоянные, не зависящие от скорости охлаждения.

Я не наблюдал сколько-нибудь существенных различий в температуре замерзания живых и раздавленных моллюсков, хотя в случае раздавленных получались величины менее колеблющиеся. Кроме того при быстром охлаждении раздавленного моллюска в моих опытах наблюдалась прямая зависимость между скоростью охлаждения и положением точки замерзания. Правда, указанная зависимость в этом случае была

выражена слабее, чем в опытах с живым организмом. Таким образом, нет основания считать, что прямая зависимость между температурой среды и температурой замерзания является свойством только живого организма, так как она сохраняется в живом веществе после смерти организма как целого.

Несмотря на отсутствие межвидовых отличий в температурах замерзания моллюсков, наблюдается некоторое различие в способности к переохлаждению [5]. Различие в переохлаждении, в отличие от материалов Пэйн, наблюдалось и у членистоногих Так, для Notonecta glauca оно не превышало —7,10°, для Ilybius sp. —7,0°, для Acilius sulcatus —5,1° С, для личинок Sialis sp. —8,45° и для Asellus aquaticus —5,4° С. Замерзание без переохлаждения для членистоногих наблюдалось значительно реже, чем у моллюсков. Таким образом, в моих опытах была установлена бо́льшая способность к переохлаждению, чем в опытах Пэйн [45—48] для различных водных насекомых.

Мои материалы (табл. 1) подтверждают также отсутствие сезонных изменений в точках замерзания и переохлаждения пресноводных беспозвоночных, установленное мною [5] для пресноводных моллюсков и Пэйн [45—48] для пресноводных насекомых. В отличие от пресноводных беспозвоночных, для наземных насекомых и моллюсков отмечаются в некоторых случаях значительные сезонные изменения в температурах замерзания и переохлаждения (Гейлар и Портье, Gueylard et Portier [32], Дюваль и Портье, Duval et Portier [31], Найт, Knight [36], Бодин, Bodine [28], Пэйн, Payne [45—48], Боденгеймер, Bodenheimer [27]). Обычно эти температуры лежат несколько ниже, чем у водных беспозвоночных.

Исследования Пэйн [45—48], так же как и некоторые более ранние работы, показали, что у насекомых, нормально подверженных в природе резким сезонным сменам температуры, соответственно наблюдаются сезонные изменения в холодостойкости. Эти изменения отсутствуют у животных, обитающих в условиях с относительно постоянным температурным режимом. Пэйн установила, что повышение холодостойкости к зимнему периоду связано с уменьшением количества воды в теле насекомого. Опытами Сахарова [22] было установлено, что полное замерзание всех соков тела насекомого вовсе не происходит при температуре —4,5° С, как это предполагал Бахметьев, а имеет место при значительно более низкой температуре. Эта температура зависит прежде всего от количества воды в теле насекомого, т. е. от концентрации солей в соках тела. Робинсон (Robinson [50]) считает, что понижение температуры приводит к уменьшению количества свободной воды у насекомых, которая переходит в связанное состояние. Наоборот, работы Морана (Moran [43]) и Хилла (Hill [33]) установили, что в мышцах и крови позвоночных животных почти нет связанной воды. Отсюда они пришли к отрицанию существования сколько-нибудь значительных количеств ее в организме, считая, что почти вся вода является растворителем.

Мои определения содержания воды в теле пресноводных моллюсков и членистоногих показали, что никаких сезонных изменений в ее содержании не наблюдается. С этим, очевидно, связано и отсутствие сезонных изменений в холодостойкости.

Небольшое количество опытов, поставленных для выяснения влияния потери воды на температуры переохлаждения и замерзания, показало (табл. 2), что при выдерживании Planorbis corneus в эксикаторе с $CaCl_2$ в течение 5—6 суток моллюск терял 32—35% содержащейся в его теле воды. При этом способность к переохлаждению несколько увеличивалась, а температура замерзания жидкостей тела снижалась больше чем вдвое, по сравнению с нормой.

Таблица 2

Изменение температур замерзания и переохлаждения у Planorbis corneus при высушивании

Объект	Число опытов	Длительность высушивания в сутках	% потери веса (без раковины)	Т-ра переохлаждения			Т-ра замерзания		
				макс.	средн.	миним.	макс.	средн.	миним.
Моллюск	67	—	—	—6,1	—1,94	—0,25	—0,9	—0 34	—0,1
»	3	5	32	—1,75	—1,1	—0,6	—0,8	—0,7	—0,6
»	2	6	35	—8,0	—7,8	—7,6	—1,0	—0,95	—0,9
Сок тела	4	—	—	—4,5	—3,24	—1,0	—0,5	—0,4	—0,2
» »	6	5	32	—6,8	—2,31	—0,8	—1,25	—0,86	—0,35

Мои материалы, а также литературные данные, касающиеся способности организмов переносить замерзание и переохлаждение, дают основание критически пересмотреть само понятие холодостойкости.

Обычно под этим термином понимают способность организма переносить низкие температуры, причем, как правило, не учитывается, произошло ли в этом случае образование льда в организме, или он находится в переохлажденном состоянии.

Исследования на растениях (Мюллер-Тургау, Müller-Thurgau [44], Молиш, Molisch [42], Шаффнит, Schaffnit [51], Максимов [20] и др.) установили, что переохлаждение для растений безвредно и гибель наступает только после образования льда в организме. Кодис (Kodis [37, 14]), Ефимов [6], Чемберс и Хел (Chambers a. Hale [30]), Калабухов [8—12, 34], Вейгман (Weigmann [53]) и др. подтвердили это положение для животных.

С другой стороны, Бахметьев [26, 3] полагал, что насекомые и летучие мыши могут оживать после полного замерзания всех жидкостей в их теле. Лозина-Лозинский [19] также установил, что гусеницы кукурузного мотылька могут оживать после полного замерзания жидкостей в организме при температуре —80° С. Мои данные показали, что даже кратковременное пребывание в замерзшем состоянии является гибельным для пресноводных беспозвоночных.

Результаты определения минимальной предельной для жизни температуры при замерзании сведены в табл. 3. Как это было установлено раньше (Граевский [5]), замерзание является гибельным для пресноводных моллюсков, и их гибель наблюдается в большом числе случаев даже сразу после образования льда.

Еще меньшую способность переносить образование льда в организме обнаруживают членистоногие. Для Notonecta glauca крайней температурой является —2,0° С в течение 5 мин., для личинок Sialis sp.— температура —3,0° за тот же срок, для жуков Ilybius sp. и Acilius sulcatus предельной температурой является —3,0° С при продолжительности действия не свыше 5 мин., и, наконец, Asellus aquaticus вовсе не переносит образования льда в теле.

Таким образом, пресноводные беспозвоночные не обладают способностью переносить образование льда в их теле. При этом лед, образующийся в организме, быстрее убивает членистоногих, чем моллюсков.

Среди растений известны чрезвычайно чувствительные виды, которые повреждаются и отмирают уже при температурах немного выше 0° (Молиш [42], Селшоп и Салмон, Sellshop a. Salmon [52], Туманов [23] и др.). Это явление установлено также и для некоторых пойкилотермных животных (Калабухов [8, 9], Робинсон [49]).

С другой стороны, Ефимов [6] отмечает летальное действие сильного переохлаждения (до —9° С) на простейших. Он считает, что гибель при этом наступает вследствие резких нарушений метаболических процессов, так как у инфузорий, в его опытах, при этих температурах прекра-

Таблица 3

Выживаемость членистоногих при замерзании

Окончательная температура тела после скачка в °С	Экспозиция в минутах	Asellus aquaticus		Notonecta glauca		Sialis sp.		Ilybius sp.		Acilius sulcatus	
		кол. экз.	число оживш.	кол. экз.	число оживш.	кол. экз.	число оживш.	кол. экз.	число оживш.	кол. экз.	число оживш.
—0,5—0,99	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	до 5	5	0	—	—	—	—	—	—	—	—
	до 15	3	0	—	—	—	—	—	—	—	—
—1,0—1,49	до 5	4	0	—	—	4	4	—	—	5	4
	до 15	4	0	—	—	2	1	—	—	5	2
—1,5—1,99	до 5	3	0	7	3	4	4	4	3	6	2
	до 15	1	0	2	0	2	1	2	2	2	0
—2,0—2,49	до 5	2	0	19	7	7	5	5	4	3	2
	до 15	—	—	5	0	1	0	2	1	3	1
—2,5—2,99	до 5	2	0	5	1	4	2	—	—	3	1
	до 15	1	0	2	0	—	—	3	2	1	0
—3,0—3,49	до 5	—	—	3	0	5	1	—	—	1	0
	до 15	—	—	1	0	1	0	2	1	1	0
—3,5 и ниже	до 5	—	—	2	0	2	0	—	—	—	—
	до 15	—	—	4	0	—	—	2	0	—	—

щалась деятельность сократительных вакуолей, а сами они увеличивались в размерах и принимали шарообразную форму. Гибель при переохлаждении отмечают также Лозина-Лозинский [17, 18] для гусениц лугового мотылька и ряд других исследователей. Результаты моих опытов показали, что переохлаждение в той степени, в какой оно было обнаружено у моллюсков, не вызывает их гибели. Длительное выдерживание моллюсков во льду, в переохлажденной воде и в воздухе при температурах ниже 0°, как это следует из табл. 4, показало, что вмерзание в лед при температурах ниже —0,7° С оказывает на них гибельное действие, гибель же при более высоких температурах не наблюдалась ни в одном случае. В переохлажденной воде моллюски оставались живыми и при температуре —2,9° С. Гибель некоторого количества моллюсков при этих температурах и охлаждении их в воздухе, очевидно, объясняется кристаллизацией жидкостей в теле погибших экземляров. Что касается водных членистоногих, то они переносят вмерзание в лед хуже, чем моллюски. Так, среди Asellus aquaticus уже при температуре —0,6° С наблюдалась гибель. Более низких температур Asellus aquaticus, вмерзший в лед, не выносит (табл. 4). Личинки Sialis sp. (табл. 4) выдерживают кратковременное пребывание во льду при температуре —2,9° С.

Однако уже при —18° имелись погибшие экземпляры. Acilius sulcatus (табл. 4) выживал во льду при температуре —0,2° С в течение 72 часов.

Таблица 4

Выживаемость некоторых беспозвоночных во льду, в воздухе и в переохлажденной воде при низких температурах

Среда	Т-ра среды в °C	Экспозиция	Колич. экз.	Число оживших	Среда	Т-ра среды в °C	Экспозиция	Колич. экз.	Число оживших
				Planorbis corneus					
Лед	−0,2	72 ч.	7	7	Переохлажд. вода	−1,2	4 ч.	6	6
»	−0,7	4 »	2	2	То же	−1,2	5 »	9	9
»	−0,7	6 »	5	5		−1,8	4 »	2	2
»	−1,2	4 »	3	3		−2,0	6 »	3	3
»	−2,0	6 »	3	0		−2,9	1 ч. 30 м.	2	2
»	−2,2	4 »	3	0		−2,9	2 ч.	10	10
»	−2,9	2 »	4	0		−2,9	4 »	9	9
»	−2,9	4 »	2	0		−2,9	5 »	15	15
»	−2,9	5 »	5	5?	»	−2,9	6 »	3	3
»	−2,9	6 »	11	3?	Воздух	−1,2	4 »	9	9
»	−2,9	10 »	3	2?	»	−1,2	5 »	3	3
»	−2,9	22 »	2	0		−2,9	4 »	3	3
»	−2,9	24 »	9	0	»	−2,9	5 »	4	4
»	−3,8	5 »	2	2?		−2,9	10 »	5	5
»	−8,15	41 м.	3	0		−2,9	22 »	6	5
Переохлажд. вода	−0,7	25 ч.	3	3		−2,9	24	3	0
				Planorbis planorbis					
Лед	−0,6	4 ч.	5	5	Переохлажд. вода	−0,7	25 ч.	5	5
»	−0,6	15 »	6	6	То же	−2,0	6 »	5	5
»	−1,0	10 м.	10	7	»	−2,9	2 »	5	5
»	−2,2	4 ч.	5	0	»	−2,9	15 »	5	5
»	−2,9	2 »	5	0	Воздух	−0,7	25 »	5	5
Переохлажд. вода	−0,7	6	4	4		−2,9	10 »	5	2
				Limnaea stagnalis					
Лед	−0,2	72 ч.	2	0	Переохлажд. вода	−2,2	10 ч.	4	4
»	−1,2	2 »	4	2	То же	−2,9	2 »	5	5
»	−2,2	4 »	4	1	»	−2,9	4 »	3	3
»	−2,9	30 м.	3	0	»	−2,9	5 »	5	5
»	−2,9	2 ч.	4	2	»	−2,9	6 »	6	6
»	−2,9	5 »	3	1	»	−2,9	20 »	5	5
»	−2,9	6 ч.	5	0	Воздух	−1,2	10 »	5	5
»	−2,9	20 »	4	0	»	−2,9	4 »	3	3
»	−2,9	24 »	2	0	»	−2,9	6 »	4	4
Переохлажд. вода	−1,2	20	5	5		−2,9	20	6	3
				Viviparus viviparus					
Лед	−0,2	72 ч.	4	4	Переохлажд. вода	−2,9	5 ч.	13	13
»	−2,2	4 »	4	0	То же	−2,9	6 »	4	4
»	−2,9	6 »	4	2	»	−2,9	24 »	4	4
»	−2,9	10 »	2	0	Воздух	−1,2	4 »	3	3
»	−2,9	21 »	5	0	»	−1,2	5 »	3	3
»	−2,9	22 »	5	0	»	−2,9	4 »	2	2
»	−2,9	24 »	4	0	»	−2,9	5 »	4	1
Переохлажд. вода	−1,2	4 »	4	4	»	−2,9	6 »	6	6
То же	−1,2	5 »	4	4	»	−2,9	20 »	3	3
»	−2,9	2 »	4	4	»	−2,9	22 »	3	3
»	−2,9	4 »	7	7					

Таблица 4 (продолжение)

Среда	Т-ра среды в °С	Экспозиция	Колич. экз.	Число оживших	Среда	Т-ра среды в °С	Экспозиция	Колич. экз.	Число оживших
Asellus aquaticus									
Лед	—0,6	4 ч.	4	3	Переохлажд. вода	— 2,9	5 ч.	15	15
»	—1,5	10 м.	8	3	То же	— 2,9	15 »	6	1
»	—2,9	ч. 40 м.	5	0	»	— 2,9	24 »	10	0
»	—2,9	3 ч.	5	0	»	— 2,9	25 »	5	1
»	—2,9	4 »	5	0	Воздух	— 1,8	5 »	5	5
»	—2,9	24 »	10	0	»	— 2,9	5 »	5	5
»	—8,0	1 »	4	0	»	— 2,9	24 »	5	1
Вода	—0	28 »	10	8	»	— 7,0	10 м.	7	0
Переохлажд. вода	—1,8	4 »	5	5	»	—10,0	10 »	5	0
То же	—2,9	30 м.	5	5					
Личинки Sialis sp.									
Лед	—0,7	5 ч.	5	5	Переохлажд. вода	— 1,8	6 ч.	4	4
»	—1,8	2 »	5	4	То же	— 2,0	2 »	5	5
»	—2,9	3 »	5	4	»	— 2,9	1 ч. 15 м.	4	4
»	—2,9	5 »	5	0	»	— 2,9	15 ч.	4	4
»	—3,9	5 »	5	0	»	— 2,9	25 »	10	8
»	—6,1	2 »	5	0	»	— 2,9	28 »	10	2
Acilius sulcatus									
Лед	—0,2	72 ч.	4	4	Переохлажд. вода	— 2,9	25 ч.	3	2
Переохлажд. вода	—2,9	15 »	3	3	Воздух	— 2,9	24 »	3	2
То же	—2,9	24 »	4	2					

В переохлажденной воде и в воздухе эти животные переносили более низкие температуры, чем во льду. Однако и в этом случае наступала гибель животных, хотя и в разные сроки для разных видов. Так, например, после 15-часового воздействия температуры —2,9° С в условиях

Таблица 5

Выживаемость Gammarus pulex, Nepa cinerea и Notonecta glauca в воде при 0°

Вид	Среда	Т-ра среды в °С	Экспозиция	Количество экземпляров	Число оживших
Gammarus pulex	Вода	0	20 ч.	5	0
» »	Переохлажд. вода	—2,9	25 »	5	0
Nepa cinerea.	Вода	0	22 »	6	0
Notonecta glauca	»	0	31 »	6	0

переохлажденной воды начинается гибель Asellus aquaticus, а через 25 часов — гибель личинок Sialis sp. и жуков Acilius sulcatus.

Gammarus pulex, Nepa cinerea и Notonecta glauca погибали при температуре 0°, после воздействия ею в течение 20—31 часа (табл. 5). Во всех опытах с переохлажденной водой и водой при 0° образования льда в теле животных не происходило, и гибель была вызвана самим воздействием низкой температуры.

Мною [5] было установлено, что моллюски никогда не переохлаждаются во льду, а всегда происходит их замерзание при достижении

температурой льда точки замерзания соков тела. Вместе с тем я ни разу не наблюдал замерзания моллюска даже в сильно переохлажденной воде, в которой организм находился также в переохлажденном состоянии. Иная картина получается при охлаждении членистоногих в воде и во льду. Состояние жидкостей в их теле в значительно меньшей степени зависит от состояния окружающей их воды, чем в теле моллюсков. Иногда наблюдалось замерзание жуков Acilius sulcatus в переохлажденной воде, и в отдельных случаях наблюдалось переохлаждение жука во льду. Обычно все же замерзание жуков вызывало почти одновременно и кристаллизацию окружающей организм воды. Таким образом, и у водных членистоногих, хотя и наблюдается способность к переохлаждению во льду, но оно очень неустойчиво и кратковременно и поэтому не приносит никакой пользы организму. Следовательно, водные членистоногие, так же как и моллюски [5], остаются живыми во льду только при температурах выше точки замерзания соков их тела. Живые гидробионты встречаются почти исключительно в нижнем слое льда, где температура редко падает ниже —0,5°С, так как она определяется прежде всего температурой воды подо льдом, толщиной льда, толщей и степенью плотности снегового покрова и поэтому обычно мало зависит от колебаний температуры воздуха (Зернов [7], Болдырева [4]).

Некоторые гидробионты (Gammarus pulex, Nepa, Notonecta и др.) погибают при непродолжительном пребывании при температуре 0°. Таким образом, следует предположить, что в естественных условиях они, как правило, избегают этих температур и не вмерзают в лед. Не выдерживают вмерзания в лед, очевидно, так же те гидробионты, температура замерзания жидкостей тела которых лежит выше температур, обычно наблюдающихся в нижнем слое льда.

Опытами Калабухова [11, 12] доказано наличие дыхания у личинок мучного хрущака в условиях переохлаждения до температуры —10° С. Кожанчиков [15, 16] установил, что и при температуре —20° С протекает обмен у различных видов насекомых в разных фазах развития. Родионов [21] также обнаружил обмен у переохлажденных рептилий. Таким образом, наличие обмена веществ при температурах ниже 0° можно считать установленным с несомненностью. Очевидно, что гибель организмов при переохлаждении и при 0° в моих опытах, при температурах ниже 0° в указанных выше опытах Лозина-Лозинского, Ефимова и др., так же как и гибель некоторых растений, пчел (Калабухов [8, 9]) и амбарных долгоносиков (Робинсон [49]) при температурах выше 0°, вызывается одними и теми же причинами. Как отмечает Калабухов [13], при понижении температуры тела степень замедления различных физиологических процессов бывает различной. Очевидно, что если это несоответствие в степени замедления коснется процессов, играющих важную роль в жизнедеятельности организма,— он погибнет. Естественно, что у организмов, приспособленных к перенесению низких температур, такое нарушение корреляций между отдельными физиологическими процессами должно происходить при более низких температурах, чем у неприспособленных видов.

Таким образом, гибель при температурах как ниже, так и выше 0°, в том случае если в теле организма не происходит образования льда, вызывается нарушением нормального обмена веществ. Поэтому нет никакого основания разделять действие температур выше и ниже 0°.

Я полагаю, что холодостойкостью, или холодоустойчивостью, организма следует называть способность переносить те или иные низкие температуры без кристаллизации жидкостей тела, а способность организма выдерживать образование того или иного количества льда в его теле называть особым термином — льдоустойчивость.

3. Явление переохлаждения организма и проблема анабиоза

Влияние внешних условий и особенностей организма на степень переохлаждения и его устойчивость изучалось рядом исследователей. Переохлаждение рассматривалось либо как случайное явление (Кодис [37, 14]), либо ставилось в зависимость от температуры среды и физиологических особенностей организма (Бахметьев [2, 3, 25, 26], Калабухов [11—13, 34], Лозина-Лозинский [17—19] и др.).

Но и материалы [5], касающиеся переохлаждения моллюсков, показали, что в случае мелких объектов, охлаждение которых протекает равномерно, степень переохлаждения обнаруживает прямую зависимость от скорости охлаждения: чем быстрее протекает охлаждение, тем ниже лежит критическая точка.

Известно, что капли чистой воды удавалось переохлаждать до —72° С. В отдельных случаях переохлаждение может быть настолько сильным, что система переходит в твердое аморфное состояние.

Лайт (Luyet [38—41]) и Алпатов [1] показали, что при предварительной дегидратации исследованные объекты выдерживали температуру жидкого воздуха. Лайт приходит к выводу, что, за исключением немногих организмов, которые повреждаются температурами выше 0°, все животные и растения, ткани и клетки или погибают вблизи их точки замерзания, или не убиваются никакой низкой температурой.

К анабиозу при действии низких температур следует отнести только те явления «оживания», которые наступают после длительного пребывания в этом состоянии, когда физиологические процессы практически не удается обнаружить и когда пребывание в этом состоянии не отражается вредно на дальнейшей жизнедеятельности организма. Явления анабиоза наблюдались на объектах, обладающих ничтожными размерами, благодаря чему их охлаждение протекало равномерно. Вследствие небольших размеров и равномерного охлаждения в этих случаях, очевидно, достигался витрификацонный эффект — постепенное увеличение вязкости коллоидов с переходом их в аморфное состояние различной твердости — и избегался процесс льдообразования. Причина гибели растительных и животных организмов при различных температурах несколько выше и ниже 0° — дискоординация жизненных процессов в случае очень низких температур, повидимому, устраняется, так как при температурах жидких газов все жизненные процессы должны быть приближены к нулю.

При витрификационном эффекте, очевидно, не происходит разрушения структур протоплазмы, как это наблюдается при кристаллизации.

Таким образом, под анабиозом, повидимому, следует понимать такое состояние организма, при котором он находится в витрифицированном, а не в замерзшем состоянии.

Выводы

1. Пресноводные моллюски и членистоногие обладают очень малой холодостойкостью, и замерзание гемолимфы в их теле, как правило, быстро приводит к гибели организма.

2. При охлаждении в воздухе или в переохлажденной воде при температурах не ниже —3° С состояние переохлаждения моллюсков может продолжаться свыше суток, не приводя к гибели организма. Для пресноводных членистоногих длительное пребывание в переохлажденном состоянии при тех же температурах является летальным. Так, при температуре —2,9° С гибель Asellus aquaticus начиналась через 15 часов, а гибель Acilius sulcatus и личинок Sialis sp.— через 25 часов. Некоторые членистоногие (Gammarus pulex, Nepa cinerea, Notonecta glauca) погибали после 20—31-часового пребывания при температуре 0°.

3. Можно полагать, что гибель организмов в переохлажденном состоянии и при температурах выше точки замерзания их гемолимфы вызывается нарушением метаболических процессов. Поэтому нет оснований различать действие на организм низких температур выше и ниже 0°, как это делалось до настоящего времени. Образование льда в теле убивает организм, вызывая механическим давлением необратимые изменения в обезвоженном протопласте. В этом случае причина гибели организма иная, нежели в случае действия самих низких температур. Поэтому следует различать холодостойкость, или холодоустойчивость, организма — способность переносить низкие температуры без кристаллизации жидкостей тела — и льдоустойчивость — способность организма переносить частичное или более или менее полное замерзание.

4. Все случаи анабиоза при низких температурах можно объяснить тем, что организм при температурах жидких газов находится не в замерзшем, а в витрифицированном состоянии, вследствие чего нарушения структур, вызываемого кристаллизацией жидкостей в организме, не происходило, и состояние организма оказывалось обратимым. При этом дискорреляция физиологических процессов, являющаяся причиной гибели организма при температурах, близких к 0°, не имеет места, вследствие подавления всех жизненных процессов.

Литература

1. Алпатов В., Успехи совр. биол,, т. X, вып. 3, 1939.— 2. Бахметьев П., Арх. биол. наук, т. VIII, вып. 3, 1900.— 3. Бахметьев П., Природа, 1912.— 4. Болдырева Н., Гидробиол. журн. СССР, т. IX, № 1—3, 1930.— 5. Граевский Э., Зоологический журнал, т. XIX, вып. 3, 1940.—6. Ефимов В., Арх. русск. протист. об-ва, т. I, 1922.—7. Зернов С., Русск. гидробиол. журн., т. VII, № 1—2, 1928.—8. Калабухов Н., Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., отд. биол., т. XI—II (2), 1933.— 9. Калабухов Н., Зоологический журнал, т. XII, вып. 4, 1933.— 10. Калабухов Н,, ДАН, т. I, № 7, 1934.— 11. Калабухов Н., Зоологический журнал, т. XIV, вып. 1, 1935.—12. Калабухов Н., Бюлл. Н.-и. ин-та зоол. МГУ, № 2, 1935.—13. Калабухов Н., Спячка животных, Биомедгиз, 1936.—14. Кодис Ф., Изв. АН, т. XVII, № 3, 1902.— 15. Кожанчиков И., ДАН, т. III, № 8, 1935.— 16. Кожанчиков И. Зоологический журнал, т. XVIII, вып. 1, 1939.— 17. Лозина-Лозинский Л., Защ. раст., № 1, 1935.—18. Лозина-Лозинский Л., Изв. Научн. ин-та им. Лесгафта, т. XIX, вып. 1, 1935.—19. Лозина-Лозинский Л., Зоологический журнал, т. XVI, вып. 4, 1937.— 20. Максимов Н., Изв. Лесн. ин-та, 25, 1913.—21. Родионов В., Бюлл. Моск. об-ва исп. прир., 47, вып. 2, 1938.— 22. Сахаров Н., Журн. опытн. агр. Юго-Вост., Саратов, т. VI, вып. 2, 1928—23. Туманов И., Физиологические основы зимостойкости культурных растений, Сельхозгиз, 1940.—24. Ушаков П., Тр. Ленингр. об-ва естеств., т. IV, вып. 1, 1925.— 25. Bachmetjew P., Ztschr. wiss. Zool., 67, 1900.— 26. Bachmetjew P., Experimentelle entomologische Studien vom physikalisch-chemischen Standpunkte aus, Bd. I, Leipzig, 1901; Bd. II, Sophia, 1907.— 27. Bodenheimer F., Zool. Jahrb., Bd. 66, H. 1/2, 1934.— 28. Bodine J., J. Exp. Zool., vol. 32, No. 1, 1921,— 29. Bodine J., J. Exp. Zool., vol. 37, No. 5, 1923.—30. Chambers R. a. Hale H., Proc. R. Soc., vol. 110, 1932.— 31. Duval M. et Portier P., C. r. Soc. biol., 1926.— 32. Gueylard H. et Portier P., C. r. Soc. biol., 1916.— 33. Hill A., Adventures in Biophysics. Oxford Univers. Press, London, 1931.—34. Kalabuchow N., Zool. Jahrb. (Physiol.), Bd. 55, H. 1, 1935.— 36. Knight H., 19 th Rep. of the State Entom. of Minnes., 1922.— 37. Kodis F., Ztbl. Physiol., Bd. 12, 1898.—38. Luyet B., Biodynamica, No. 29, 1937.— 39. Luyet B. a. Gehenio P., Biodynamica, No. 33, 1938.— 40. Luyet B. a. Hodapp E., Proc. of the Soc. for Exp. Biol. a. Med., vol. 39, No. 3, 1938.— 41. Luyet B. and Thoennes G., Science, vol. 88, 1938.—42. Molisch H., Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen, G. Fischer, Jena, 1897.— 43. Moran T., Proc. R. Soc., B, vol. 105, 1929.— 44. Müller-Thurgau, Landw. Jahrb., II Teil, 15, 1886.— 45. Payne N., Quart. Rev. Biol., vol. I, No. 2, 1926.— 46. Payne N., Ecology, vol. VII, No. 1, 1926.—47. Payne N., J. Morph. a. Physiol., vol. 43, No. 2, 1927.—48. Payne N., Biol. Bull., vol. 52, No. 6, 1927.—49. Robinson W., Minn. Agr. Expt. Sta. Techn. Bull., 41, 1926.— 50. Robinson W., Econ. Entom., vol. 20, 1927,— 51. Schaffnit E., Mitt. Kaiser Wilhelm Inst. Landw., Bromberg, vol. 3, 1910.— 52. Sellshop J. a. Salmon S., J. Agr. Res., vol. 37, No. 6, 1928.— 53. Weigmann R., Biol. Ztbl., Bd. 56, Nr. 5/6, 1936.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 1

О БИОЦЕНОТИЧЕСКИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯХ ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ И ГОЛЬЦОВ В НЕРЕСТОВО-ВЫРАСТНЫХ УЧАСТКАХ Р. БОЛЬШОЙ (ЗАПАДНОЕ ПОБЕРЕЖЬЕ КАМЧАТКИ)

Р. С. СЕМКО

Камчатское отделение Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанографии

Воды Камчатки богаты морскими и проходными промысловыми рыбами. Наиболее ценной частью сырьевых рыбных ресурсов полуострова являются лососи рода Oncorhynchus — горбуша (O. gorbuscha), кета (O. keta), красная (O. nerka), кижуч (O. kisutch) и чавыча (O. tschawytscha). Вместе с ними в значительном количестве добывается голец (Salvelinus malma), также принадлежащий к семейству лососевых. Местом размножения подавляющей массы этих рыб служат реки западнокамчатского побережья. Среди последних особенно обширным и важным нерестовым водоемом является р. Большая.

Численность лососей каждого вида от года к году колеблется, нередко весьма значительно. В целях разработки методов определения предстоящих изменений величины запасов лососей, выяснения причин колебания численности рыб и борьбы с этими колебаниями Камчатское отделение ТИНРО уже в течение ряда лет проводит в отдельных нерестово-вырастных водоемах полуострова подробное изучение биологии лососей и главным образом эффективности их размножения в естественных условиях. Одним из мест таких исследований, выполняемых с 1942 г. автором статьи, является Карымайский ключ, расположенный в среднем течении р. Большой.

В отличие от обычной речки, этот ключ, как и другие нерестовые ключи, на всем своем протяжении обильно питается грунтовыми водами, чем определяются наиболее важные черты его годового гидрологического режима. Температура воды в ключе обычно не поднимается выше 10° летом и не падает ниже 1° зимой, тогда как в реках она в течении года колеблется от 0 до 17°.

Длина Карымайского ключа, никогда целиком зимой не замерзающего, от истоков до устья равна 4,5 км, а площадь его русла составляет 36000 м², из которых 28000 м² пригодны для нереста лососей. На этой площади за последние годы нерестовало от 16500 до 54500 самок пяти видов лососевых рыб. Горбуша, кета и красная заходят в ключ для нереста в августе и сентябре, а кижуч и голец — в октябре и ноябре. Все рыбы, заходящие в ключ, подсчитываются при помощи специального рыбоучетного заграждения, установленного в устье. В течение осени и зимы в галечном грунте ключа протекает развитие отложенной рыбами икры и личинок, а весной и в первой половине лета выжившие мальки горбуши и кеты скатываются из ключа в море. В это же время мальки кижуча, красной и гольца скатываются из ключа лишь в ближайшие районы реки с тем, чтобы осенью целиком или в значительной части вернуться на зимовку в ключ.

Молодь красной, размножающейся в ключе, до ската в море живет в пресных водах один год и только очень небольшое ее количество покидает реку в первое же лето жизни. Молодь кижуча кормится в реке в массе тоже всего один год, но частично остается и на второй год. Молодь гольца живет в реке до своего первого выхода в море, как правило, два года, а небольшая ее часть впервые попадает в море на втором или на четвертом году жизни. Гольцы, достигшие покатной стадии, весной и в начале лета выходят на непродолжительное время в море и возвращаются летом и осенью того же года обратно в реку, где нерестятся и затем проводят зиму.

Ежегодно с апреля по июль на специальном заграждении из мелкоячейной металлической сетки, устанавливаемом в устье ключа, производится круглосуточный (чрез трехчасовые промежутки времени) сплошной учет мальков и скатывающейся вместе с ними молоди лососей других возрастов. О разнообразии видового и возрастного состава учитываемой молоди лососей дает представление табл. 1.

Круглогодичные наблюдения над питанием молоди лососей, живущей в Карымайском ключе, позволяют отметить следующие основные

Таблица 1

Видовой и возрастной состав молоди лососевых

Мальки	Годовики	Двухгодовики	Трехгодовики	Взрослые
Горбуша Кета Красная Кижуч Голец	Красная Кижуч Голец	Кижуч Голец	Голец	Голец

происходящие в нем сезонные и возрастные изменения. Мальки и сеголетки красной, кижуча и гольца питаются преимущественно мелкими донными организмами (личинки насекомых, ракообразные), потребляя также и насекомых имагинальных стадий, появляющихся у поверхности воды. Те сеголетки кижуча и гольца, которые ко второй половине лета и к осени уже успели значительно вырасти, начинают потреблять икру нерестящихся в это время взрослых лососей. Зимой пищевой спектр молоди состоит почти целиком из организмов бентоса. Достигнув к весне следующего года годовалого возраста, кижуч и голец (отчасти и красная) начинают вести ясно выраженный хищный образ жизни, поедая мальков новой генерации. В дальнейшем молодь этих лососей (кроме красной) питается преимущественно мальками и икрой лососей и только в периоды отсутствия или крайней бедности рыбной пищи переходит на потребление других организмов.

Как видно, молодь лососей отдельных видов и возрастов, образуя в нерестово-вырастных участках р. Большой определенные сообщества, вступает между собой в тесные взаимоотношения, особенно сильно выраженные в весенне-летние месяцы. Это сообщество, периодически пополняясь новыми генерациями мальков и обедняясь за счет молодых рыб, ушедших в море, отличается весьма большой динамичностью. Изменчивы и внутренние отношения компонентов биоценоза (ихтиоценоза), зависящие от многих условий, а в первую очередь от роста особей и численности составляющих его видов и возрастных групп.

Вопросы взаимоотношений, складывающихся в сообществах рыб, населяющих тот или иной биотоп, а в особенности изменение этих взаимоотношений в связи с ростом и миграциями рыб еще очень мало затронуты исследованием. В отечественной и зарубежной ихтиологической литературе трофические связи, существующие между отдельными вида-

ми или возрастными группами рыб данных ценозов, по большей части описывались с качественной или статистической стороны. Количественной оценки и выяснения динамики трофических связей в ихтиоценозах естественных водоемов вследствие больших методических, а главное технических затруднений до последнего времени почти не производилось. Черфас [6] в условиях прудового хозяйства провел ряд очень показательных опытов, имевших целью более точное определение выживаемости икры, личинок и сеголетков сазана и плотвы. При этом было выяснено влияние ихтиофауны нерестово-вырастных прудов на процесс выживаемости новых генераций. Солдатов [5], Кузнецов [2], Правдин [3] и ряд других исследователей, занимавшихся изучением биологии лососей Тихого океана, обычно ограничивались общими указаниями на хищный образ питания большинства видов лососей и гольцов.

В настоящей статье будут охарактеризованы межвидовые и межвозрастные взаимоотношения молоди лососей в весенне-летний период в Карымайском ключе, как типичном нерестово-вырастном участке бассейна р. Большой. Наличие достаточно точных данных о питании и численности хищников, а также численности сохранившихся от выедания мальков позволяет призвести количественную оценку и охарактеризовать межсезонную изменчивость роли хищников, как весьма существенного биотического фактора, в большой мере определяющего смертность мальков на первом этапе их ската в море или ближайшие районы реки.

Суточные пищевые рационы хищников

Питание молоди лососей и взрослых гольцов в течение сезона ската изучалось, начиная с 1944 г., путем массового вскрытия желудков, непосредственного наблюдения над поведением рыб в естественных условиях и проведения простейших физиологических опытов. В 1944 г. обследовано содержимое 300 желудков, в 1945 — 567 желудков и в 1946 — 1020 желудков хищников. Наблюдения над поведением молоди в ключе показали, что хищники поедают мальков в течение круглых суток, но охота за мальками производится во много раз активнее в ночное время. Суточный ритм питания у гольцов выражен более отчетливо, чем у кижуча. Вместе с тем многие рыбы в короткий срок поедали мальков в таком количестве, которое могло их насытить на двое, трое или более суток. Однако в действительности таких перерывов между принятиями пищи, по всей вероятности, не происходит, и рыбы в большинстве случаев начинают новую охоту за мальками раньше, чем бывает переварена вся предыдущая порция пищи.

Количество мальков, которое в среднем за весь сезон их ската обнаруживалось по материалам 1946 г. на один вскрытый желудок хищников разных видов и возрастов, показано в табл. 2.

Таблица 2

Среднее количество мальков, обнаруженное в желудке одного хищника разных видов и возрастов в Карымайском ключе

Потребляемые возрастные группы	Красная 1+	Кижуч 1+	Кижуч 2+	Голец 1+	Голец 2+	Голец 3+	Взрослый голец от 3+ до 6+
Мальки	0,04	0,7	3,1	1,1	3,5	20	28
Годовики	—	—	—	—	0,005	0,04	0,5
Двухгодовики	—	—	—	—	—	—	0,2

Роль годовиков красной как хищников, выедающих мальков лососей на первых стадиях их свободной жизни, не велика. Молодь кижуча и

гольца является более серьезным хищником. Гольцы начиная с третьего года жизни, становятся врагами не только мальков и сеголетков, но и годовалой молоди, а взрослые особи гольца, уже участвовавшие в размножении в некотором количестве поедают довольно крупных двухгодовалых рыб.

Для определения суточных пищевых рационов хищников была проведена серия специальных опытов, заключавшихся в следующем. Хищники, наевшиеся в естественных условиях или, в других случаях, накормленные мальками в отдельных садках, отсаживались и на определенное время оставлялись без пищи. Затем производилось их вскрытие с определением относительного веса переваренной части пищи. При этом первоначальный вес съеденных мальков мы находили через средние веса для свежих особей соответствующих видов.

Суточный рацион для годовалых гольцов, установленный таким путем, в качестве примера показан в табл. 3.

Таблица 3

Скорость переваривания мальков лососей годовиками гольца (из опыта, проведенного в естественных условиях среды 15—16 мая 1945 г.)

Количество подопытных рыб	Вес годовиков (без пищи) (г)	Принятая пища			Вес пищи, найденной при вскрытии (г)	Вес переварившейся пищи		Продолжительность пищеварения (час.)	Суточный рацион (в % от веса рыбы)	Колебания температуры в течение опыта °С
		мальков (шт.)	первоначальный вес							
			абсолют. (г)	в % от веса рыбы		абсолют. (г)	в % от веса рыбы			
1	14,66	3	0,51	3,5	0,34	0,17	1,16	18	1,55	3,2—6,2
2	10,35	7	1,27	12,3	0,75	0,52	5,03	18	6,7	3,2—6,2
3	14,75	6	1,17	7,9	0,80	0,37	2,5	18	3,3	3,2—6,2
4	7,96	4	0,80	10,0	0,29	0,51	6,4	18	8,5	3,2—6,2
5	9,58	3	0,55	5,7	0,37	0,18	1,84	18	2,4	3,2—6,2
6	11,99	1	0,18	1,5	0,06	0,12	1,0	18	1,3	3,2—6,2
7	7,56	4	0,75	9,3	0,46	0,29	3,6	18	4,8	3,2—6,2
8	4,35	2	0,40	9,2	0,20	0,20	4,6	18	6,1	3,2—6,2
9	14,60	2	0,38	2,6	0,25	0,13	0,9	18	1,1	3,2—6,2
Среднее . .	10,64	3,4	0,67	6,3	0,39	0,28	2,64	18	3,47	3,2—6,2

Таким же способом был установлен суточный рацион хищной молоди других видов и возрастов. Проведением экспериментов в разные периоды сезона ската молоди удалось выяснить также и изменения в скорости переваривания пищи, связанные с ходом весенне-летнего потепления вод ключа. Принятые величины суточного потребления хищниками рыбной пищи, которые, если и не могут рассматриваться как вполне точные, но, вероятно, являются близкими к истинным, сведены в табл. 4.

Таблица 4

Суточные рационы молоди лососей и взрослых гольцов при потреблении рыбной пищи по опытам 1945 г. (в % к весу рыб)

Месяцы \ Виды хищников	Кижуч		Красная	Гольцы			Взрослые гольцы	Средняя температура воды
	1+	2+	1+	1+	2+	3+	(от 3+ до 5+)	
Апрель	2,5	2,0	2,5	2,5	2,0	1,0	1,0	4,0
Май	3,5	2,5	3,5	3,5	2,5	1,5	1,5	5,2
Июнь	3,5	2,5	3,5	3,5	2,5	1,5	1,5	6,1

С повышением температуры воды в ключе скорость пищеварения хищников до некоторого предела увеличивается, вследствие чего в мае и июне интенсивность выедания мальков в ключе потенциально возрастает, но в действительности постепенно снижается из-за падения (в связи со скатом и уничтожением) численности мальков.

Избирательность хищников в потреблении мальков

В весенне-летний период молодь лососей годовалого и более старшего возраста может быть встречена во всех участках ключа, но преимущественно она придерживается плесов и небольших заливчиков, образуемых последними. В светлое время суток встречаются стайки молоди, включающие все виды и возрасты хищников. В массе обособленно держатся двухгодовалые и взрослые гольцы, которые обычно стоят значительными скоплениями в некоторых приглубых участках ключа. В ночное время крупные гольцы, насколько удавалось проследить, рассеиваются на более широких площадях, где добывают себе главную часть суточной порции пищи, вновь собираясь к рассвету в затененных углублениях русла ключа.

Мальки лососей держатся до ската из ключа тоже более или менее значительными скоплениями, объединяющими все виды, кроме горбуши. Несколько осторожнее ведут себя мальки гольца, которые днем встречаются редко и, вероятно, укрываются в это время в межгалечных пространствах и других местах, представляющих надежное убежище. Совершенно не встречаются днем свободно плавающие мальки горбуши, не имеющие защитной окраски, характерной для мальков всех других видов лососей в период их пресноводной фазы развития. Поэтому скат мальков горбуши происходит только в темное время суток. Почти такой

Таблица 5

Средняя длина покатных мальков, старшей молоди лососей и взрослых гольцов в Карымайском ключе (1944—1946 гг.)

Мальки (длина, мм)	Горбуша	Кета	Красная	Кижуч	Голец
	32	40	30	30	27

Старшая молодь и взрослые гольцы (длина, мм).	Красная	Кижуч		Голец			Взрослый голец
	1+	1+	2+	1+	2+	3+	от 3+ до 6+
	80	85	130	90	150	190	380

же суточный ритм ската свойствен малькам гольца в отличие от мальков кеты, красной и кижуча, которые хотя и скатываются в основном тоже ночью, но дают один из суточных максимумов ската в ближайшие часы после полудня.

Скат мальков лососей из ключа по сравнению с более старшей молодью приходится на более раннее время весенне-летнего сезона.

О размерах покатной молоди лососей всех возрастов и взрослых гольцов дает представление табл. 5.

Хотя в рассматриваемый сезон хищники потребляют преимущественно рыбную пищу, они отчасти питаются донными беспозвоночными и взрослыми насекомыми. При этом по различным периодам сезона весовая доля нерыбной пищи заметно колеблется, что видно по материалам табл. 6.

В период наиболее интенсивного ската мальков (май) потребление хищниками беспозвоночных организмов резко уменьшается. Детальный просмотр содержимого желудков на свежем материале позволял легко определять видовую принадлежность съеденных мальков. Только от 5 до 25% мальков из желудков не поддавались определению вследствие

Таблица 6

Доля нерыбных объектов питания у хищников в Карымайском ключе в 1946 г. (в % к общему весу пищевого комка)

Виды молоди лососей и возрастные группы	Период обследования			
	4—5 мая	20 мая—2 июня	4—5 июня	20—21 июня
Красная 1+	58,3	57,0	100,0	92,6
Кижуч 1+	12,5	13,5	41,5	—
Кижуч 2+	2,4	1,9	9,3	13,8
Голец 1+	39,3	7,6	37,5	66,3
Голец 2+	12,0	3,3	7,9	34,8

значительной переваренности. Это количество мальков распределялось по видам соответственно пропорциям, установленным по хорошо сохранившимся экземплярам. Мальки разных видов подвергаются нападению хищников в далеко не одинаковой степени. Обнаружилась определенная избирательность хищников по отношению к своим возможным жертвам. К определению избирательности мы подходим двумя путями: 1) задавая определенным хищникам корм в виде мальков разных видов в отдельных садках, устроенных в ключе, и 2) сравнивая соотношение видов мальков в скате и в желудках для узкого промежутка времени.

Опытным путем избирательность изучалась для годовиков кижуча и гольца, а также для двухгодовиков гольца. Результаты приведены в табл. 7.

Таблица 7

Выедание мальков хищниками в отдельных садках (1945 г.)

Название мальков (пища)	10 кижучей (1+)			9 гольцов (1+)			10 гольцов (2+)		
	посажено мальков	съедено	процент съеденных	посажено мальков	съедено	процент съеденных	посажено мальков	съедено	процент съеденных
Красная	416	18	4,3	115	37	32,2	525	33	6,3
Горбуша	108	20	18,5	32	20	62,5	40	—	—
Кижуч	211	4	1,9	75	3	4,0	205	16	7,8
Голец	—	—	—	6	5	83,3	—	—	—
Кета	—	—	—	—	—	—	25	—	—
Продолжительность опыта (час.)	240			123			243		
Температура воды	5,6—8,0			3,1—9,6			3,1—9,6		

Годовики кижуча в специфичных условиях садка предпочтительно поедали мальков горбуши и в минимальном количестве мальков своего вида. Годовалые гольцы в тех же условиях наиболее охотно поедали

мальков своего вида и горбуши, хотя последние и находились в садке в явном меньшинстве. Опыт с двухгодовалыми гольцами менее удачен, поскольку они в условиях неволи потребляли пищи во много раз меньше, чем в естественных условиях. Однако они не трогали кету и горбушу и поедали в малом количестве лишь мальков красной и кижуча, находившихся в садке, правда, в сильно преобладающем количестве.

Сравнительным путем избирательность определялась для хищников всех видов и возрастных групп. В качестве показателя, характеризующего избирательное потребление мальков того или другого вида, принимается разность в процентных значениях вида в скате и в желудках, вычисленная для случаев более высоких значений в пищевом комке.

Сделанные сравнения показали, что все хищники наиболее интенсивно (избирательно) выедают мальков красной. Годовикам красной в наибольшей мере свойствен каннибализм, которого не чужды все остальные хищники. Если в абсолютном количестве годовалая красная поедает не очень много мальков своего вида, то эти мальки все же являются почти исключительной жертвой годовиков. Мальки горбуши преимущественно избирательно уничтожаются годовалыми кижучом и гольцом, хотя предпочтительное их выедание выражено не так ярко, как в отношении мальков красной.

Крупные гольцы в возрасте от 3+ лет и старше также в наибольшем числе поедают мальков красной. Что касается годовиков, становящихся жертвами этих гольцов, то и среди них интенсивнее поедается красная, хотя годовалая молодь других видов встречается в желудках не редко. В иные годы, например в 1945 г., годовики, отличаясь слабым ростом, потреблялись в значительно больших количествах, чем в 1946 г. Тогда годовалая молодь обнаруживалась в желудках не только сравнительно крупных гольцов, но и в желудках двухгодовалых кижучей. Как и мальки, годовалые рыбы отчасти являлись жертвами старших возрастных групп своего же вида.

Абсолютное и относительное выедание мальков и других возрастных групп молоди

Основываясь на сплошном учете скатившейся из ключа молоди лососей всех возрастов, мы можем определить с большой степенью достоверности взаимное влияние возрастных групп и видов лососей на численность отдельных поколений. При этом наши заключения в силу необходимости касаются пока ограниченного района в бассейне реки и сравнительно короткого отрезка времени (сезон весенне-летнего ската из ключа). Но эти заключения дают ориентировку относительно тех биоценотических взаимоотношений между видами лососей которые могут иметь место на больших пространствах в остальные сезоны года, хотя эти взаимоотношения по мере роста и передвижений молоди претерпевают, надо полагать, существенные изменения.

По данным ежедневного учета покатной молоди определялось ее количество, находившееся в ключе в каждые сутки сезона. Зная количество и видовой состав мальков (также молоди других возрастов), обнаруживаемых в пробах желудков хищников, и пользуясь приведенными выше данными о скорости переваривания рыбной пищи, мы производили по отдельным периодам сезона подсчет уничтожаемой хищниками молоди (преимущественно мальков). Такие расчеты имеются для трех сезонов ската, что позволяет оценивать роль хищников при разных условиях и определить в этой связи некоторые закономерности.

Вычисленные количества мальков, съеденных различными хищниками в три последсвательных сезона, сведены в табл. 8.

В связи с колебанием численности хищников существенно изменяется по годам и ущерб, причиняемый ими молодым генерациям мальков. Но дело не только в численности хищников. Большую роль играет темп роста молоди в предшествовавшее время: сеголетки, достигшие к годовалому возрасту больших размеров, потребляют мальков более интенсивно; напротив, угнетенный рост сеголетксв приводит к

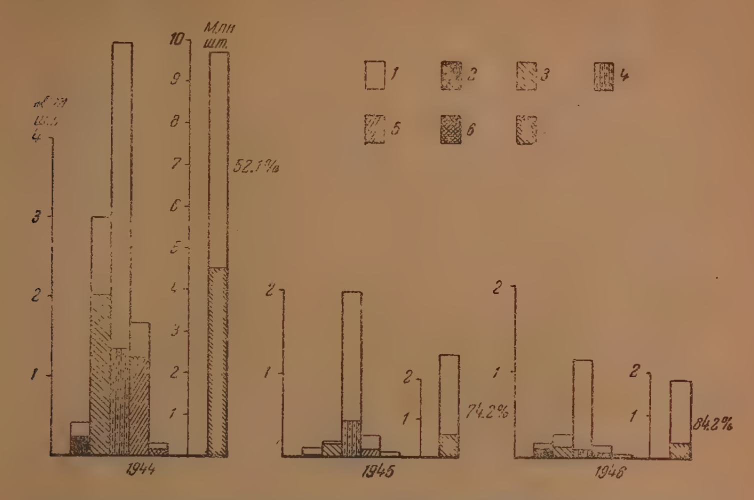
Таблица 8

Потребление мальков лососей крупной молодью лососей и гольцов и взрослыми гольцами в Карымайском ключе в 1944—1946 гг. (тыс. шт.)

Годы	Название поедаемых мальков	Кижуч		Красная	Гольцы			Всего съедено	
		1+	2+	1+	1+	2+	взрослые (3+—6+)	тыс. шт.	%
1944	Горбуша . . .	66,3	44,8	—	53,2	28,8		193,1	3,7
	Кета	128,2	256,2	—	176,0	236,0		796.4	15,4
	Красная . . .	1 194,1	923,5	275,0	687,0	649,0		3 728,6	71,6
	Кижуч	31,6	47,4	82,0	197,5	76,6		435,1	8,3
	Голец	18,7	10,2	—	18,1	5,4		52,4	1,0
Итого	тыс. шт. . . .	1 438,8	1 282,1	357,0	1 131,8	995,8		5 205,6	100
	%	27,6	24,7	6,9	21,7	19,1		100	—
1945	Горбуша . . .	—	33,1	—	24,5	20,1	0,8	78,5	3,2
	Кета	—	—	—	—	—	2,7	2,7	0,1
	Красная . . .	71,8	308,7	—	16,2	1 069,8	161,2	1 627,7	84,4
	Кижуч	7,9	51,8	—	—	138,2	10,9	208,8	10,8
	Голец	—	—	—	—	0,6	9,6	10,2	0,5
Итого	тыс. шт. . . .	79,7	393.6	—	40,7	1 228,7	185,2	1 927,9	100
	%	4,1	20,4	—	2,0	63,9	9,6	100	—
1946	Горбуша . . .	3,8	15,7	—	10,1	25,8	0,3	55,7	3.3
	Кета	7,0	89,8	—	33,7	102,1	8,0	240,6	14,5
	Красная . . .	64,7	323,1	11,7	130,2	675,3	19,8	1 224,8	73,7
	Кижуч	1,7	17,3	3,5	37,3	67,4	0,5	127,7	7,7
	Голец	1,0	3,9	—	3,6	4,9	0.1	13,5	0,8
Итого	тыс. шт. . . .	78,2	449,8	15,2	214,9	875,5	28,7	1 662,3	100
	%	4,7	27,1	0,9	12,9	52,7	1,7	100	—
1944	Число хищников (потребителей) в шт.	23 400	11 500	63 600	26 500	5 800		130 800	—
1945		37 600	19 900	112 500	29 000	23 500	85	222 585	—
1946		3 090	6 350	4 660	8 460	4 760	110	27 430	—

ослаблению их хищнической роли на втором году жизни. Например, на каждого годовика кижуча, обладавшего в 1944 г. длиной тела в среднем 10,3 см, приходилось по 62 малька, съеденных за сезон; в следующем году на годовика кижуча, при средней длине их тела около 6,5 см, приходилось только 2 малька. В соответствии с этим 34 900 особей кижуча (1 + и 2 + лет) съели в 1944 г. 2 721 000 мальков, или 52,3% от общего числа мальков, уничтоженных всеми хищниками; но 57 500 особей кижуча тех же возрастов потребили в 1945 г. за одинаковый промежуток времени только 473 300 мальков, или 24,5% общего числа уничтоженных мальков. В свою очередь весьма большое различие в абсолютных количествах съеденных мальков в значительной мере объясняется сильной разницей в урожайности или первоначальной численности мальков, вышедших из гнезд галечного грунта ключа в эти два года.

В 1945 г. 43 585 хищников, нападавших на годовалую молодь, уничтожили в ключе 91 421 годовика, что составило около 34% от их общего количества к началу сезона ската (270 521 шт.). В следующем году 11 220 хищников тех же видов и возрастов съели только 1 009



Соотношение скатившихся и съеденных хищниками мальков лососей в Карымайском ключе в 1944—1946 гг. В 1944 г. скатилось мальков 4 794 000 шт., хищников 130 800 шт.; в 1945 г.— соответственно 667 400 и 222 580 шт.; в 1946 г.— 314 310 и 27 430 шт.
1—съеденные мальки; *2*— скатившиеся мальки горбуши, *3*— скатившиеся мальки кеты, *4*— скатившиеся мальки красной, *5*— скатившиеся мальки кижуча, *6*—скатившиеся мальки гольца, *7*— скатившиеся мальки всех видов

годовиков, или около 6% от их количества в начале сезона (17 219 шт.). Кроме того, 110 взрослых гольцов уничтожили в 1946 г. более 80 двухгодовалых гольцов (0,7% от их начального количества, равного 11 192 особям).

Как видно в сезон 1946 г. годовиков съедено в 90 раз меньше, хотя их общая численность была ниже только в 15 раз. Это различие в интенсивности выедания годовиков обусловлено, с одной стороны, изменением численных соотношений между хищниками и жертвами и, с другой стороны, различиями в темпе роста молоди разных поколений, зависящими от остроты пищевой конкуренции. Хорошей иллюстрацией к сказанному могут служить следующие отмеченные нами явления.

В 1944 г. наблюдался выдающийся урожай мальков большинства видов лососей, обусловленный очень хорошей выживаемостью икры и личинок в гнездах. В этих условиях 130 800 шт. хищников потребили 5 205 600 мальков, которые составляли в сезон данного года почти исключительный вид их рыбной пищи. Годовая молодь очень редко встречалась только в желудках наиболее крупных хищников. Несмотря на громадное количество съеденных мальков, выжившая часть генерации оказалась также весьма велика. Высокая плотность мальков (а позже сеголетков) на речных кормовых площадях привела к обострению пищевой конкуренции, вызвавшей отчетливо выраженное снижение темпа роста молоди. Есть основание предполагать, что ухудшение роста молоди рассматриваемого поколения обусловлено, кроме того, некоторым уменьшением кормности речных пастбищ, связанным с маловодностью 1944 г. и другими причинами. Можно, таким образом, констатировать, что обилие годовиков в 1945 г. явилось следствием необычайно высокого урожая мальков в предыдущем году. Пока в 1945 г. продолжался массовый скат мальков лососей, во много раз более слабый,

чем в 1944 г., все хищники почти исключительно питались ими. Во второй половине мая, когда численность скатывающихся мальков резко упала, двухгодовалые кижучи и гольцы и взрослые особи последнего резко увеличили потребление годовалой молоди. Угнетенный рост, т. е. малые размеры годовиков, делали их более доступными для поедания хищниками. В 1946 г. годовалая молодь была уже более крупная и упитанная, вследствие чего сократилось ее потребление хищниками, несмотря на еще меньший урожай мальков. Если, например, на одного взрослого гольца в 1945 г. приходилось в среднем 22 годовика, съеденных за сезон, то в 1946 г. пришлось только около 7 годовиков. Для двухгодовалых гольцов средние цифры съеденных годовиков выразятся соответственно как 3,6 и 0,06. Аналогичными причинами вызвано появление в качестве жертв взрослых гольцов двухгодовалых кижучей и гольцов, обладавших в 1946 г., по сравнению с другими годами, меньшими средними размерами.

Описанные явления представляют характерный пример, когда «ослабление организма голодом ведет к усиленному его истреблению другими факторами» (Шмальгаузен [7]), т. е. косвенно элиминирующее действие физиологических факторов (рост) выступает в единстве с прямо элиминирующим действием фактора биологического (хищники).

Таким образом, в Карымайском ключе, кроме очень большого количества мальков, хищниками уничтожается значительное количество годовалой и даже двухгодовалой молоди лососей, являющейся врагами мальков. Роль этой постепенно устраняемой части хищников в выедании мальков осталась не учтенной, вследствие чего приводимые количества съеденных мальков являются преуменьшенными.

Итак, кроме численности выживших и скатившихся из ключа мальков, нам приблизительно известно их количество, устраненное хищниками. Это позволяет соизмерить уничтоженные и выжившие части отдельных генераций мальков, что в наглядной форме сделано на рисунке.

Как показывает диаграмма, от 52,1 до 84,2% мальков, вышедших из гнезд галечного русла ключа, уничтожалось хищниками в течение сравнительно короткого сезона ската. В действительности мальки уничтожаются хищниками в еще больших абсолютном и относительном количествах. Это утверждение основывается на том, что вычисленные нами количества съеденных в ключе мальков, по всей видимости, несколько преуменьшены. Кроме того мальки, покинувшие ключ, сопровождаются хищниками вплоть до предустьевых пространств моря, и уничтожение их на пути ската, надо полагать, не прекращается.

Относительное количество поедаемых мальков возрастает в случаях уменьшения численности выживших в грунте мальков, хотя оно, с другой стороны, бывает в значительной мере обусловлено количественным и качественным составом хищников и многими другими факторами внешней среды.

Заключение и выводы

Исследование биоценотических взаимоотношений между видами и возрастными группами молоди лососей и взрослых гольцов в период пресноводной фазы их жизненного цикла предпринято в связи с изучением причин ежегодных колебаний численности популяций взрослых лососей. Выяснение причин ведется путем биоэкологических исследований, основным содержанием которых является изучение в природных условиях динамичного проявления различных элиминирующих факторов, воздействующих на отдельные поколения рыб. Среди этих факторов, как показывают рассмотренные материалы, большую роль играют межвидовые и внутривидовые отношения, проявляющиеся в форме прямой борьбы, степень обостренности которой определенным образом связана с существованием косвенной борьбы (конкуренции). Следова-

тельно, подвергнутый анализу материал надо рассматривать как составную часть наших биоэкологических исследований, направленную к познанию биотических отношений, серьезно влияющих на численность популяций взрослых рыб.

Собранный в последние годы и рассмотренный выше материал позволяет придти к следующим основным выводам:

1. Молодь лососевых и взрослые гольцы в периоды своего развития и роста в пресных водах находятся в тесных биоценотических (ихтиоценотических) отношениях, особенно сильно выраженных в периоды вступления в жизнь новых генераций мальков.

2. Молодь кижуча и гольца (отчасти красной), начиная с годовалого возраста, в большом количестве поедает мальков лососей. В подконтрольном нерестово-вырастном ключе бассейна р. Большой за 1944—1946 гг. всеми хищниками уничтожалось с апреля по июль от 52,1 до 84,2% мальков, вышедших из гнезд галечного русла. Кроме того, более крупные хищники уничтожали за те же периоды года приблизительно от 5,9 (1946 г.) до 33,8% (1945 г.) зимовавших в ключе годовиков кижуча, красной и гольца, а также около 0,7% двухгодовиков кижуча и гольца. Годовики поедаются молодыми рыбами от двухгодовалого возраста и старше.

3. Главными хищниками являются молодь гольца и кижуча разных возрастов (от 1+ лет) и взрослые гольцы. Всем видам молоди лососевых и взрослым гольцам свойствен ясно выраженный каннибализм, причем для годовиков красной почти исключительным родом принимаемой в небольшом количестве рыбной пищи являются мальки своего вида.

4. Хищники поедают мальков лососей разных видов избирательно. Основным объектом нападения всех хищников являются мальки красной. Годовики кижуча и особенно гольца, кроме того, избирательно уничтожают мальков горбуши. Это связано с морфологическими особенностями и поведением покатных мальков. В частности, мальки красной и горбуши мельче других видов (кроме гольца) или имеют меньшие обхваты тела и головы.

5. Самки взрослых лососей тех видов, мальки которых остаются на долгое время в пресных водах и сильнее уничтожаются хищниками, обладают более высокой плодовитостью (кижуч, красная и голец — в среднем 4000—5000 икринок против горбуши и кеты — в среднем 1200—2700 икринок).

Весенний уход мальков красной, кижуча и гольца из ключа в ближайшие районы реки — есть приспособление, приводящее к ослаблению их выедания хищниками вследствие уменьшения плотности населения жертвы. Указываемая миграция этих мальков является вместе с тем процессом более равномерного их распределения по кормовым площадям реки, ослабляющим пищевую конкуренцию.

6. Хорошая выживаемость икры и личинок лососей, при нормальном засеве икрой нерестилищ, дает высокую численность мальков. Последняя обеспечивает увеличение численности хищников, вырастающих из этих мальков в последующие годы. Но вследствие перенаселения в этих случаях кормовых площадей обостряется пищевая конкуренция, вызывающая угнетенный рост особей многочисленной возрастной группы (поколения). В результате хищническая роль годовиков, обладавших депрессивным ростом, резко снижается, а сами они подвергаются интенсивному уничтожению со стороны более старших и крупных хищников.

7. Относительное и абсолютное количество уничтожаемых хищниками мальков лососей ежегодно изменяется. Интенсивность поедания мальков в Карымайском ключе или же сила индивидуальной и группо-

вой элиминации биотическими факторами, как агентами, влияющими на характер отбора, находится в зависимости от следующих известных сейчас пяти главных постоянно меняющихся условий: 1) возрастного и видового состава хищников; 2) встречаемости хищников с жертвами, обусловленной плотностью их населения и степенью запаздывания ската хищников против ската мальков; 3) размеров тела хищников, достигнутых ко времени начала ската мальков; 4) скорости роста мальков, обусловленной ежегодными особенностями термического режима вод ключа в весенне-летний сезон и обилием в это время потребляемой ими пищи; 5) ходом изменений температуры воды в ключе, определяющих в большой мере пищевые суточные рационы хищников.

Литература

1. Кашкаров Д. Н., Направления и основные задачи в изучении биоценозов, Зоологический журнал, т. XVII, вып. 1, 1938.—2. Кузнецов И. И., Некоторые наблюдения над размножением амурских и камчатских лососей, изд. ТОНС, 1928.—3. Правдин И. Ф., Обзор исследований дальневосточных лососей, Изв. ТИНРО, т. 18, Владивосток, 1940.—4. Семко Р. С., Камчатская горбуша, Изв. ТИНРО, т. 16, Владивосток, 1939.—5. Солдатов В. К., Исследование биологии лососевых Амура, Рыбные пром. ДВ, ч. 1, 1912.—6. Черфас Б. И., Рыбоводство в естественных водоемах, Пищепромиздат, 1940.—7. Шмальгаузен И. И., Проблемы дарвинизма, Сов. наука, 1946.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 1

ПИТАНИЕ РЫБ УЧИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В. Д. СПАНОВСКАЯ
Кафедра ихтиологии Московского государственного университета

Задачей настоящей статьи является выяснение питания и пищевых отношений рыб Учинского водохранилища. Этот вопрос приобретает интерес с точки зрения общей проблемы изучения закономерностей, определяющих динамику фауны при искусственном превращении водоемов речного типа в водоемы замедленного стока, отличающиеся от типично-озерных водоемов.

Материал собирался в течение двух лет — 1944 и 1945 гг. — на гонях в северной и южной части водохранилища. Всего собран и обработан 391 кишечный тракт. Между отдельными видами рыб они распределяются следующим образом (табл. 1). По язю, ельцу, линю, карасю, судаку имеются единичные сборы.

Содержимое кишечника обрабатывалось без разграничения на отделы. Пищевую кашицу разбирали по пищевым группам, подсушивали на фильтровальной бумаге и взвешивали на крутильных весах с точностью до 1 мг. Чтобы определить средний вес отдельного компонента, каждая пищевая группа просчитывалась. В тех случаях, когда содержимое было сильно переварено, сначала просчитывались компоненты по непереваренным остаткам. Для личинок Chironomidae считались «верхние губы», для куколок — «плавательные пластинки», для имаго — головы, для личинок Trichoptera — домики. Вес пищевых групп и всего пищеварительного тракта восстанавливался по средним весам. В 1944 г. сбор материала производился с 7 мая по 31 августа, в северной части водохранилища неводом и в южной его части — сетями (июнь — август). Материал, собранный в 1944 г. в разных местах, обрабатывался тщательно. Сравнение содержания различных пищевых групп в кишечниках рыб, выловленных одновременно в северной и южной части водохранилища, показало большое сходство между ними (табл. 2).

Таблица 1

Количество исследованных кишечников различных видов рыб

Виды рыб	Количество исследований	
	1944 г.	1945 г.
Плотва	135	35
Уклея	18	—
Густера	20	—
Лещ	15	—
Щука	75	—
Окунь	106	38
Ерш	75	10

Таблица 2

Сравнение содержимого пищеварительных трактов из сетных и неводных проб за июль (в процентах по весу)

Место и орудие лова	Основные компоненты пищи окуня				Основные компоненты пищи плотвы			
	Chironomidae	молодь	Trichoptera	Cladocera	Chironomidae	Trichoptera	Cladocera	Mollusca
Северная часть водохранилища, невод	23,8	60,6	—	14,7	76,0	9,3	11,2	7,5
Южная часть водохранилища, сети	27,7	60,2	2,6	9	91,7	5,6	—	0,8

Сходные данные, полученные нами за июль, позволили объединить данные по остальным месяцам. А это дало нам возможность ознакомиться с качественной и количественной стороной сезонной динамики питания. Этот вопрос для рыб пресноводных водоемов мало освещен.

Рыб Учинского водохранилища по характеру питания можно разбить на три группы. Первая группа — бентофаги, использующая эпи- и инфауну, наиболее многочисленна и включает основные промысловые виды: плотву, окуня, леща, ерша, густеру, линя, карася, язя и ельца. Вторая группа — рыбы, кормящиеся в пелагиали; сюда относится только уклея. Третья группа — хищники: щука и судак. Для выяснения общего характера питания наиболее обычных бентофагов вычислялось процентное соотношение отдельных пищевых групп за весь летний период (табл. 3).

Чтобы выяснить более точно роль каждого компонента в питании рыб, параллельно его удельному весу во всей съеденной пище учитывалась частота встречаемости. Как видно из сопоставления данных по

Таблица 3

Общий характер питания основных бентосоядных рыб Учинского водохранилища

Виды рыб	Chironomidae	Cladocera	Молодь рыб	Лич. Ephemeridae	Лич. Trichoptera	Жуки, стрекозы и их личинки	Mollusca	Растительная пища	Остальное
Плотва	86,0	2,5	0,7	—	4,6	—	3,0	2,2	—
Окунь	50,0	3,0	40,0	3,0	2,2	0,8	—	—	1,0
Ерш	85,8	0,28	2,8	0,6	10,5	—	—	—	0,02
Лещ	98,36	1,31	—	0,01	0,1	—		—	0,22
Густера	93,6	—	—	1,1	4,2	—	—	—	1,1

значению отдельных пищевых групп (табл. 3 и 4), группа Chironomidae является основным кормовым объектом питания для бентофагов. Значение остальных пищевых компонентов ничтожно. Лишь в питании окуня, помимо Chironomidae, заметную роль играет молодь рыб.

При сравнении наших и литературных данных (Арнольд [3], Аристовская [1], Белогуров [4], Сабанеев [14], Троицкая [17], Кулемин [11], Лавров [12], Хартлин, Hartley [22], Фрост, Frost [21] нетрудно заметить, что пищевой спектр рыб больших рек и озер обычно разнообразнее. Видовое однообразие пищи, высокая степень совпадения основных кормовых компонентов в пищевых спектрах бентофагов отражают видовое однообразие бентоса. Последнее можно объяснить тем, что в водохранилище слабо развиты заросли, пристанище многообразной прибрежной фауны, главным образом личинок насекомых, и тем, что оно создано на маловодных реках. Обычно в таких водохранилищах образование продуктивного илового слоя происходит медленно. Это наблюдали и американские авторы Эдди и Шелфорд (Eddy a. Shelford, см. Жадин [7]). Происходящий в водохранилище процесс формирования фауны, естественно, отражается на характере питания рыб.

Сравнивая данные по питанию рыб, полученные Жадиным и Данильченко в 1937 г., в первый год заливания, с данными за 1944—1945 гг., мы замечаем некоторые изменения: Endochironomus стал чрезвычайно редкой формой, зато возросла роль Chironomus, Glyptotendipes и личинок Trichoptera. Сравнение питания за 1944 и 1945 гг. не говорит о каких-либо значительных изменениях. Группа Chironomidae (50,6%) попрежнему на первом месте по удельному весу. По частоте встречаемости в пробах 1945 г. на первом месте личинки Trichoptera (40 и

Таблица 4

Частота встречаемости отдельных компонентов в пище рыб Учинского водохранилища (в %)

Организмы	Плотва	Окунь	Густера	Елец	Язь	Уклея
Группа Chironomidae						
Chironomus, лич.	41,0	30,4	25,0	—	50,0	14,3
Glyptotendipes, лич.	26,0	23,0	—	—	—	—
Limnochironomus, лич.	13,0	5,0	—	—	—	—
Criptochironomus, лич.	10,0	12,6	—	—	—	—
Endochironomus, лич.	—	7,5	—	—	—	—
Polypedilum, лич.	6,0	5,0	—	—	—	—
Pentapedilum, лич.	3,0	—	—	—	—	—
Microtendipes, лич.	1,0	—	—	—	—	—
Stictochironomus, лич.	3,0	—	—	—	—	—
Chironomus genuinae № 13	2,0	1,2	—	—	—	—
Microchironomus, лич.	2,0	3,7	—	—	—	7,1
Tanytarsaria, лич.	2,0	5,0	—	—	—	—
Tanypodinae, лич.	5,0	3,7	—	—	—	—
Chironomus, кук.	25,0	37,0	—	—	—	57,0
Glyptotendipes, кук.	—	8,8	—	—	—	—
Tanypodinae, кук.	—	1,2	—	—	—	—
Cryptochironomus, кук.	—	—	—	—	—	3,0
Chironomus, имаго	30,0	2,2	87,5	50	—	28,5
Tanypodinae, имаго	1,0	11,3	—	—	—	—
Trichoptera						
Oecetis, лич.	33,0	10,0	37,5	25,0	—	—
Ephemeridae						
Caenis, лич.	1,0	8,8	12,5	25,0	—	14,3
Odonata						
Aeshna, лич.		2,2	—	—	—	—
Coleoptera, лич.	1,0	—	—	—		14,3
Hydrachnella	2,2	3,7	—	—	—	14,3
Воздушные насекомые	1,0	—	—	75,0	50,0	36,5
Crustacea						
Cyclopidae	4,0	2,2	—	50,0	25,0	28,5
Cladocera	6,0	10,0	—	6,0	—	28,5
Mollusca						
Pisidium	3,0	—	—	3,0	75,0	—
Pisces, молодь	1,0	20,0	—	1,0	—	
Растительная пища						
Семена высших растений	4,0	1,2	—	4,0	—	—
Fragillaria	1,0	—	—	1,0	—	—
Elodea	—	—	—	—	—	7,1
Myriophyllum	2,0	—	—	2,0	—	—
Spirogyra	2,0	—	—	2,0	—	
Cimbella	1,0	—	—	1,0	—	—
Oscillatoria	3,0	—		3,0	—	—
Diatomeae	—	—	—	—	—	7,1
Статобласты						
Cristatella	8,0	—	—	8,0	—	—

10,6% рациона). В 1944 г. они занимали второе место. Частота встречаемости — 33% (табл. 5).

Таблица 5

Характер питания плотвы в различные годы

Кормовой объект	1937 г.	1944 г.	1945 г.
Endochironomus nimphoides, лич.	Основной компонент	Совершенно отсутствует	Совершенно отсутствует
Chironomus, лич.	Не указывается	Основной компонент	Основной компонент
Glyptotendipes, лич.	Отсутствует	Основной компонент	Единичные экземпляры
Водоросли	Часто встречаемый компонент	Почти не имеет значения, 0,3% рациона	Малое значение
Trichoptera, лич.	Единичные экземпляры	Имеет значение, 1,9% рациона, 33% частоты встречаемости	Имеет значение 10,6 рациона, 40% частота встречаемости
Cladocera	Отсутствует	Имеет значение в июле	Имеет значение в июле
Mollusca	Единичные экземпляры	Малое значение	Малое значение

Изменение соотношений второстепенных кормовых компонентов нельзя рассматривать как закономерное явление. Пробы 1945 г. брались нерегулярно: две в июне, две в июле и одна в августе. Содержание 23,8% Cladocera против 2,8% прошлого года следует объяснить тем, что в одной из двух проб, взятых в июле, ими были набиты все кишечники, хотя в другой пробе Cladocera совершенно отсутствовали. Июль 1944 г. также отличался увеличением содержания Cladocera в питании бентофагов. Но регулярные пробы в течение четырех месяцев сгладили этот подъем. Увеличение удельного веса

Таблица 6

Питание окуня в различные годы

Кормовой объект	1937 г.	1943 г.	1944 г.	1945 г.
Endochironomus, лич.	Встречается	Не указывается	Встречается очень редко	Отсутствует
Cricotopus, лич.	Основной компонент	Отсутствует	Отсутствует	Отсутствует
Chironomus, лич.	Встречается	Основной компонент	Основной компонент	Основной компонент
Glyptotendipes, лич.	Встречается	Основной компонент	Основной компонент	Основной компонент
Limnochironomus, лич.	Отсутствует	Не указывается	Встречается	Встречается
Copepoda	Встречается очень часто	Встречается	Встречается очень редко	Не найдены
Cladocera	Не указывается	Большое значение в июле	Большое значение в июле	Большое значение в июле
Молодь рыб	Основной компонент	Основной компонент	Основной компонент	Основной компонент

растительной пищи до 14,8% в 1945 г. также до некоторой степени случайно, так как она найдена лишь у трех экземпляров августовской пробы, но в очень большом количестве.

При сравнении результатов исследования питания окуня также можно заметить разницу в видовом составе компонентов. Совершенно отсутствует личинка Cricotopus (Chironomidae), характерная для

1937 года. Среди низших Crustacea главная роль перешла от Copepoda (1937) к Cladocera (данные Зильберман 1943 г. и наши 1944—1945 гг.). Характер питания в 1945 г. мало отличается от такового в 1944 г.

В кишечниках леща, собранных в 1937 г., Данильченко находил Chironomus, Glyptotendipes, Endochironomus, некоторых Hydroachnidae, личинок Ephemeridae, Cladocera, Copepoda и обрывки Elodea. В кишечниках рыб наших сборов, отсутствует Endochironomus, но вообще группа Chironomidae представлена гораздо разнообразнее. Здесь встречаются Chironomus, Glyptotendipes, Polypedilum, Cryptochironomus, Microtendipes и др., а также и Hydroachnidae. Следовательно, основные компоненты питания леща остались почти неизменными.

Для того чтобы представить себе более ясно условия питания основных представителей ихтиофауны Учинского водохранилища, следует ознакомиться с сезонной динамикой их питания. По данным Н. Ю. Соколовой [16], основное богатство бентоса определяется величиной биомассы личинок родов Chironomus и Glyptotendipes. В течение лета биомасса личинок Chironominae неуклонно падает; это связано, с одной стороны, с выеданием их рыбами, с другой — с вылетом. Из табл. 7 видно, как это отражается на питании рыб.

Таблица 7

Изменения в характере питания основных промысловых рыб-бентофагов

Вид пищи	Окунь				Плотва				Ерш		
	май	июнь	июль	авг.	май	июнь	июль	авг.	май	июнь	июль
Chironominae, лич.	29,0	9,0	2,3	0,7	87,5	79,0	14,3	3,9	95,4	39,4	29,3
Chironominae, куколки и имаго	12,0	74,8	21,2	0,37	3,3	20,0	75,0	31,9	3,0	50,0	54,3
Tanypodinae, куколки и имаго	39,0	—	—	—	2,6	—	—	—	-	—	—
Молодь рыб	1,8	3,2	61,0	96,2	—	—	—	—	—	—	—
Cladocera	0,2	2,1	14,0	0,03	—	4,0	7,2	3,0	1,25	—	—
Trichoptera	—	4,3	—	—	3,0	4,0	3,3	17,5	1,25	9,0	11,5
Личинки других насекомых	—	6,6	—	0,7	—	—	—	—	—	1,6	0,9
Mollusca	—	—	—	—	—	—	0,6	41,8	—	—	—
Семена высших растений	—	—	—	—	0,7	—	—	—	—	—	—
Водоросли	—	—	—	—	2,2		0,6	1,0	—	—	—

Анализируя данные табл. 7, мы замечаем постепенную смену кормовых компонентов в пище окуня.

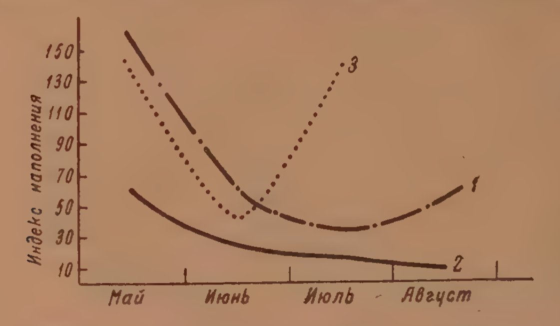
Chironominae (личинки) Tanypodinae (куколки и имаго)	⟶	Chironomidae (куколки и имаго)	⟶	молодь рыб, Chironomidae (куколки и имаго), Cladocera	⟶	молодь рыб

Индексы наполнения желудка падают в июне и в июле, в августе опять наблюдается подъем (см. рис.). Возможно, что это связано с включением нового кормового объекта — молоди рыб. Чаще всего окунь поглощает свою же молодь.

Изучая изменения в характере питания плотвы, мы также наблюдали постепенное падение содержания личинок Chironomidae в ее пище. В июле они заменяются куколками и имаго, увеличивается удельный вес Cladocera. Осенью пищевой спектр плотвы становится наиболее разнообразным. Но это разнообразие объясняется не обилием кормовых объектов, а стремлением заменить исчезнувший основной объект питания — Chironomidae — другой пищей. Плотва не пренебрегает ничем; в конце июля и в августе в ее кишечнике находили статобласты мшанки Cristatella (частота встречаемости 8%) — корм плохой по

качеству. Неуклонное падение индекса наполнения кишечника плотвы в течение летнего периода только подтверждает наше предположение о трудных условиях ее питания.

Для ерша в течение лета наблюдается аналогичная картина замены личинок Chironomidae куколками и имаго. К сожалению, мы не имеем данных по питанию за август. Они представляли бы значительный



Интенсивность питания некоторых бентофагов Учинского водохранилища

1 - окунь, *2* — плотва, *3* — ерш

интерес, так как именно в это время значение Chironomidae как корма у окуня и плотвы резко падает. Резкое снижение индекса наполнения в июне совпадает с временем нереста, когда питание мало интенсивное.

По питанию остальных бентофагов имеется очень немного материала. Данные по частоте встречаемости приведены в табл. 4. Для линя наиболее обычные в питании Trichoptera, Chironomidae. В рационе ельца, наряду с личинками Chironomidae, Ephemeridae, большое значение имеют воздушные насекомые, в том числе имаго Chironominae. В питании язя большую роль играют моллюски, личинки Chironominae. При сравнении с данными Аристовской, полученными на большом материале Волго-Камского бассейна, видно, что основными компонентами там являются также Mollusca, Chironominae.

Для более полного освещения питания бентофагов следует остановиться на вопросе конкуренции леща и ерша, давно занимавшего биологов. При наличии конкуренции характерно совпадение пищевых спектров и мест откорма. Но несовпадение последнего фактора гораздо менее способствует выходу из конкуренции, нежели расхождение по характеру питания. Наш материал показывает большое совпадение спектров питания леща и ерша (табл. 8). Очень показательны

Таблица 8

Сравнение частоты встречаемости основных компонентов питания леща и ерша

Вид корма	Лещ	Ерш	Вид корма	Лещ	Ерш
Chironomus, лич.	78,0	56,5	Pentapedilum, лич.	6,0	—
Glyptotendipes, лич.	72,0	68,0	Microchironomus, лич.	18,0	—
Limnochironomus, лич.	36,0	36,0	Microtendipes, лич.	6,0	—
Cryptochironomus, лич.	48,0	10,2	Chironomus, кук.	12,0	36,0
Polypedilum, лич.	72,0	16,0	Cladocera	12,0	—
Tanypodinae, лич.	24,0	12,0	Mollusca	30,0	—
Tanytarsaria, лич.	12,0	10,0	Acarina	72,0	68,0

протоколы вскрытия, так как лещ и ерш дают картину наиболее полного использования видового разнообразия личинок Chironomidae Учин-

ского водохранилища. Наши данные подтверждают предположение Г. В. Никольского о том, что представители одного фаунистического комплекса обычно не конкурируют по основным компонентам пищи между собой, а представители разных фаунистических комплексов, занимающие сходные экологические ниши, конкурируют. Ерш и лещ являются представителями разных фаунистических комплексов, и пищевая конкуренция между ними весьма обострена. Питание бентофагов Учинского водохранилища отличается крайним однообразием.

Высокая степень совпадения пищевых спектров, перенаселение водоема рыбами, в связи с малоинтенсивным промыслом, при невысокой продуктивности водоема, создают неблагоприятные условия для питания бентофагов. Косвенным показателем условий питания является темп роста. Данные А. А. Световидовой [15] по темпу роста учинских рыб подтверждают наше предположение о затрудненных условиях питания бентофагов.

В пелагиали Учинского водохранилища кормится только уклея. В ее питании наибольшее значение по частоте встречаемости имеют куколки Chironomus (44,4%), воздушные насекомые (27%), имаго Chironomus (22,3%), Cladocera (22,3%). Группа воздушных насекомых представлена очень разнообразно, среди них мы находим наездников, жужжелиц, муравьев (Camponotinae ♂♂). Обычно уклея не держится у берегов. В сети она попадалась в нерестовый период, поэтому сезонные изменения прослежены лишь с мая по июль (табл. 9).

Таблица 9

Изменения в характере питания уклеи с мая по июль

Месяц	Компоненты				
	Chironominae, куколки, имаго	Cladocera	воздушные насекомые	Ephemeridae	Trichoptera
Май	50,0	46,4	3,6	—	—
Июнь	77,8	2,0	19,0	1,2	—
Июль	93,8	—	6,1	—	0,1

Возрастание содержания куколок и имаго Chironominae в питании уклеи идет параллельно с падением содержания этой группы в питании бентофагов. Это вполне понятно, если учесть, что вылет Chironominae происходит во второй половине лета. Пробы бентоса плотных илистых грунтов на значительной глубине, как указывает Н. Ю. Соколова, дают высокое содержание личинок Chironomus. В этих местах они мало доступны для рыб бентофагов, кормящихся главным образом в прибрежной зоне. В момент вылета имаго Chironomus делаются достоянием уклеи. Это дает право предположить, что уклея Учинского водохранилища находит удовлетворительные условия для питания.

Материал по питанию хищных рыб очень мал. Исследовались желудки неполовозрелых судаков и щук. Основным компонентом питания их являются сеголетки окуня и карповых. У судака в кишечнике обнаружено, в частности, много уклеи.

Выводы

1. Состав пищи бентофагов Учинского водохранилища крайне однообразен. Основным кормовым объектом является группа Chironomidae.

2. Вылет и усиленное выедание Chironomidae рыбами снижают содержание этой кормовой группы в бентосе к осени. Вследствие этого значение Chironomidae в питании также падает. Резкое снижение со-

держания основного кормового объекта в пищевом рационе бентофагов вызывает падение интенсивности питания и вынуждает рыбу искать новые источники пищи. В связи с этим пищевой спектр плотвы к осени становится более разнообразным; большое значение приобретают моллюски, ручейники; можно встретить даже статобласты мшанки. Индекс наполнения кишечника к осени неуклонно падает. Окунь к осени переходит на питание молодью (главным образом сеголетками рыб); в связи с этим индекс наполнения желудка в августе повышается.

3. Сравнение видового состава и частоты встречаемости основных компонентов пищи ерша и леща показывает их большое сходство. Совпадение основных кормовых объектов дает право говорить, что ерш и лещ конкурируют между собой.

4. Все эти факты позволяют предположить, что условия питания бентофагов Учинского водохранилища мало благоприятны. Данные по темпу роста бентофагов подтверждают это предположение.

5. Условия питания уклеи, живущей в пелагиали, благоприятнее, чем условия питания бентофагов. Ее корм — имаго и куколки Chironominae. Содержание Chironominae в ее пищевом рационе повышается к осени, когда усиливается вылет Chironominae и когда значение их в питании бентофагов падает.

Литература

1. Аристовская Г. В., К вопросу о питании некоторых волжско-камских рыб, Тр. Татарск. отд. ВНИОРХ, 1935.—2. Аристовская Г. В., Материал к фауне Chironomidae водоемов Тат. ССР, Тр. Татарск. отд. ВНИОРХ, т. II, 1935.— 3. Арнольд И. Н., Плотва (рыбохоз. очерк), Инф. бюлл. конференции ВНИОРХ, № 4, 1940.—4. Белогуров А. Я., Ихтиофауна и рыбохозяйственная характеристика системы озера Селигер, Уч. зап. МГУ, вып. 8, 1936.— 5. Домрачев П. Ф. и Правдин И. Ф., Рыбы озера Ильменя и реки Волхова и их хозяйственное значение, Мат. по иссл. р. Волхова и ее бассейнов, т. I, 1926.—6. Евтюхова М. А., Растительность Учинского водохранилища, Тр. Зоол. ин-та, т. VII, вып. 1, 1940.— 7. Жадин В. И., Фауна рек и водохранилищ, Тр. Зоол. ин-та, т. V, вып. 3—4, 1940.— 8. Жадин В. И. и Данильченко П. Г., Донная фауна и рыбы Учинского водохранилища, Тр. Зоол. ин-та, т. VII, вып. 1, 1938.—9. Желтенкова М. В., Питание воблы Северного Каспия, Зоологический журнал, т. XVII, вып. 1, 1937.— 10. Житло Я. И., Питание молоди Perca fluviatilis, Изв. ВНИОРХ, т. XXII, 1939.— 11. Кулемин А. А., Промысловая ихтиофауна бассейна верховьев Волги в связи с проблемой рыбохозяйственного освоения Рыбинского водохранилища, Изв. Яросл. гос. пед. ин-та, вып. 2, Естествознание, 1944.— 12. Лавров, К вопросу о питании волжских рыб, Тр. Об-ва естествоисп. при Каз. ун-те, т. XX, вып. 11, Казань, 1909.— 13. Никольский Г. В., Рыбы Арала, М., 1940.—14. Сабанеев Л., Рыбы России, 1911.— 15. Световидова А. А., Возрастной состав и темп роста рыб Учинского водохранилища. Очерки природы Подмосковья и Московской области, Изд. Об-ва испыт. прир., 1947.— 16. Соколова Н. Ю., Бентос Учинского водохранилища, Зоологический журнал, т. XXVI, вып. 1, 1947.— 17. Троицкая В. И., Промыслово-биологический очерк и рыбохозяйственная оценка Уральских озер, Тр. Ур. отд. ВНИОРХ, т. III, 1941.— 18. Федорова М. И., Рыбохозяйственное обследование Лемболовского озера, Крайиздат Ленингр. обл., 1931.— 19. Шевченя Т. Н., Сводка по питанию плотвы и окуня в озерах Ленинградской области и прилежащих к ней районов, Изв. ВНИОРХ, т. XXIII, 1940.— 20. Шорыгин А. А., Питание и пищевые взаимоотношения бентофагов Сев. Каспия (дисс.).— 21. Frost W. E., On the food relationships of fish in Windermere, Repr. from the 13th Biolog. Yaerbook Doodonea, 1946.— 22. Hartley P. H. F., The food of coarse fish, Scient. public., No 3, Freshwater Biolog. Assoc. of the British Empire, 1940.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 1

ИССЛЕДОВАНИЯ ПО ОКРАСКЕ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

III. Правило климатических вариаций окраски птиц и млекопитающих

Г. П. ДЕМЕНТЬЕВ

Зоологический музей Московского государственного университета

В настоящей работе мы попытаемся в соответствии с предыдущими исследованиями [4, 5, 12] дать общую формулировку закономерностей климатических вариаций окраски, называемых обычно правилом Глогера. Нам кажется, что широко распространенная до настоящего времени интерпретация этого правила, да и самая его формулировка, требуют существенных изменений.

I

Как известно, интересующие нас случаи находят свое выражение в различиях окраски, обусловливаемых особенностями меланиновой пигментации. Последняя, по степени окисления меланогена, может быть расположена в таком последовательно возрастающем порядке цветов: белый (результат отсутствия пропигмента и пигмента) — желтоватый (охристый) — рыжеватый — ржавчато-рыжий — рыжевато-бурый — оливково-бурый — бурый — черновато-бурый — черный — белый (сверхокисление пропигмента).

Надо отметить, что большинство из занимавшихся в последнее время этим вопросом авторов (начиная с Гёрница, Görnitz [14]) принимало левую сторону ряда, кроме белой окраски, за результат высоких степеней окисления, а правую — в качестве результата низких степеней его. На самом деле это не так (Франк, Frank [13] и др.). Тот факт, что белый цвет может являться результатом гипертиреоидоза, сверхокисления меланогена, установлен Б. М. Завадовским [6]. Мы упоминаем обо всем этом, так как этот частный вопрос приобретает принципиальное значение для правильной общей оценки явления.

Действительно, если взять широко распространенные в разных широтах и климатических зонах и условиях виды птиц и млекопитающих, то мы увидим, что имеется определенная концентрация форм, отличающихся сходным типом окраски (в отношении указанной выше шкалы цветов) в определенных сходных условиях. Поскольку такие особенности окраски проявляются у самых разнообразных в систематическом и экологическом отношении групп, они носят характер экологического (географического) изоморфизма, хотя при всех обстоятельствах нельзя забывать о возможной специфичности явлений: в отношении глубины связи того или иного вида с ландшафтом, со средой (постоянство, длительность или кратковременность пребывания; историческая давность обитания в соответствующих условиях; особенности реактивности).

Таким образом, отмечается не только систематическая генеалогическая, генетическая специфичность отношения вида к среде, но и экологическая, физиологическая, морфогенетическая. Имеет значение вся сумма многообразных отношений животного к внешним условиям.

Учитывая эту специфичность явлений, мы подчеркиваем, что все дальнейшее относится только к животным с постоянной температурой

тела — к птицам и млекопитающим, хотя теоретически не исключена возможность (на что нередко и указывалось), что аналогичные закономерности существуют и у других групп животных. Однако последнее требует доказательств и новых, и, повидимому, иных, теоретических объяснений (как, например, это предложено П. В. Терентьевым [9] для климатических вариаций длины тела змей).

Из всех предшествующих замечаний следует, что интересующий нас вопрос касается явлений параллельной изменчивости у крайне разнообразных в систематическом и экологическом отношении групп; это с достаточной долей вероятия, даже при полном учете указанной выше специфичности взаимоотношений отдельных видов и их популяций со средой, позволяет допустить для всех случаев наличие общей морфофизиологической причины. При такой постановке вопроса нас непосредственно интересует сам изоморфизм, его генезис и проявление, т. е. первичное явление, а не хроматический эффект, явление во всех случаях вторичное. Оценка и разбор особенностей окраски с этой точки зрения выходят за пределы наших непосредственных исследований.

II

Наличие географических закономерностей изменений окраски можно считать эмпирически доказанным. Соответствующие сведения находятся у Глогера (Gloger [15]), Аллена (Allen [11]), Гёрница (Görnitz [14]), Серебровского [8], Федюшина [10] и др., а также, в менее систематизированном виде, в ряде географо-фаунистических и таксономических работ, касающихся достаточно больших территорий. Подробный анализ всех этих явлений в отношении зверей и птиц пустынной и арктической фауны сделан нами в другом месте.

В общем это «климатическое» правило изменений окраски теплокровных позвоночных, или правилю Глогера, имеет у современных авторов такое примерно выражение: «Меланиновая окраска усиливается в теплых и влажных частях ареала. Красноватые и желтоватые феомеланины преобладают в сухом климате, где черноватые цвета развиты слабо. Феомеланины редуцируются в холодном климате; при крайних выражениях последнего — и эумеланин» (Майр, Mayr [18]).

Здесь приходится отметить, что в этой формулировке повторяется ошибочное подразделение меланина на эумеланин и феомеланин, предложенное Гёрницем; это подразделение основано было, в частности, на неправильном представлении об естественном расположении ряда меланиновых окрасок в зависимости от степени окисления меланогена.

Существование географических вариаций окраски «климатического» типа связывается, начиная со времени Глогера, а быть может и Палласа (1811), с определенными особенностями климата и в частности с температурой и влажностью. Некоторые из авторов придают большее значение первой из этих причин, другие — второй (например, Серебровский [8]), третьи полагают, что в одних случаях преобладающее значение имеют один, в других — иные факторы. Объяснения этих зависимостей в большинстве случаев приводились на основе ортогенетических концепций (Гёрниц, Серебровский и др.).

Можно еще заметить, что в качестве основного температурного фактора предположительно принималась температура зимних месяцев (Гёрниц и др.), хотя a priori казалось бы, что морфогенетическое значение скорее могла бы иметь температура сезона, когда формируются покровы (развитие молодых, линяние старых — следовательно, примерно вторая половина лета или осень). Возможность влияния условий освещения большинством авторов оставлялась без внимания или отрицалась, несмотря на то, что современные сведения в области эмбриональной и постэмбриональной механики развития указывают на большое формообразовательное значение света. Здесь необходимо оговорить

надобность различать морфогенетическое значение света в механизме возникновения окраски, с одной стороны, и общефизиологические причины и приспособления, отражающиеся в особенностях реактивности организма в отношении внешних условий, приводящие в известных случаях к появлению определенных типов окраски,— с другой. Это совершенно различные вещи. В вопросе о возникновении географических вариаций окраски дело идет не о приспособлении к определенным световым условиям самим по себе, а о том, что наличие определенных условий освещения может приводить в действие механизм развития окраски, обусловленный сам по себе иными причинами.

III

Общее объяснение явления географических вариаций окраски было нами недавно опубликовано [5, 1, 2]. На современном уровне знаний мы считаем его достаточно обоснованным и к нему можно поэтому не возвращаться.

Здесь мы попытаемся дать общую, неизбежно схематическую, картину распределения определенных типов меланиновой окраски (по преобладанию указанных в начале настоящей работы степени окисления пропигмента) в определенных географических условиях.

У млекопитающих и у оседлых или совершающих кочевки (но не регулярные перелеты, следовательно, не резко бинареальных) птиц в палеарктической области наблюдается следующее (мы берем за основу Палеарктику, как наилучше изученную в интересующем нас отношении территорию). Относительно темно окрашенные популяции встречаются в областях Средиземного моря, Гималаев и западного Китая; далее темные вариации принадлежат западным частям Европы, а также Манчжурии, Приморья, Японии; наконец, темная интенсивная окраска характерна и для некоторых северных форм, в частности для некоторых эндемиков Якутии и для некоторых тундровых и лесотундровых животных. Светлая, бледная и мало интенсивная окраска характеризует подвиды, обитающие в пустынных областях. Кроме того, она, включая и крайние ее варианты в виде белого цвета, беловатого или белесого тона, свойственна и некоторым северным («эварктическим») животным. Характерно, в частности, что такая окраска хорошо выражена у эндемичных подвидов южной границы тундровой зоны в Коряцкой земле и на Камчатке. Надо еще добавить, что у широко распространенных в умеренном и холодном поясе Европы и Азии видов замечается постепенное посветление окраски на европейско-азиатском континенте в направлении возрастания континентальности климата с запада на восток и с юга на север, однако не без исключений.

Такова общая и довольно сбивчивая картина. Более внимательный анализ позволяет, однако, уловить в ней определенные закономерности. При этом рассмотрение всех этих особенностей и сопоставление их с приведенной в начале статьи шкалой последовательных ступеней окисления меланогена показывает, что эти явления «посветления-потемнения» носят не вполне однородный характер.

Действительно, темная окраска возникает за счет: а) перехода слабо окисленных тонов в более темные, более окисленные; б) появления в качестве примеси к окраске слабо окисленных желтоватых или рыжеватых тонов; в) сочетания указанных выше явлений.

Светлая окраска получается за счет: а) частичного или полного выпадения пигмента (результат «сверхокисления» пропигмента у северных форм); б) преобладания слабо окисленных тонов (у пустынных форм).

Из всего изложенного видно, что приведенная выше обычная формулировка правила Глогера неверна. Она оказалась столь же неправильной, как и представление о том, что «феомеланин» есть продукт высоких, а «эумеланин» — низких степеней окисления пропигмента.

Наивысшие стадии окисления меланогена свойственны Арктике (включая сюда, разумеется, и Субарктику в понимании А. А. Григорьева [3]), самые низкие — пустынной зоне. Кроме того, относительно высокие стадии окисления отмечены у высокогорных рас и, наконец, у животных влажного субтропического климата. В сухом же субтропическом климате характерны буроватые и рыжеватые оттенки, как результат проявления первичных, начальных стадий окисления пропигмента.

Если принять в основу классификацию климатов нашей страны, предложенную Л. С. Бергом [1], то увидим, что низшие ступени окисления пропигмента характерны, таким образом, для климата пустынь умеренного пояса, высокие степени окисления — для климата тундр, для сибирского и в особенности для восточно-сибирского климата, климата муссонов и умеренных широт (Приморье) и для климата зоны субтропических лесов (например, на юго-западном Каспии).

Таким образом, известное соответствие особенностей окраски и определенных типов климата имеется, но оно далеко не таково, как обычно интерпретируется при разборе правила Глогера.

Прежде всего, анализ соответствующих климатов (см. хотя бы Берг [1], Кеппен [7] и др.) не позволяет придавать особое «ведущее» значение или отводить специфическую роль какому-либо одному климатическому фактору — температуре, тем более, влажности. Взятые изолированно, сами по себе, эти факторы не играют роли. Это видно из анализа климатов определенных географических зон. Попытки разных авторов свести климатические условия к одному, хотя бы ведущему, на первый взгляд, фактору осуждены были на неудачу. Значение имеют общие условия жизнедеятельности, климат как таковой, как совокупность известных условий (уместно припомнить, что, по определению, Берга, климат есть «среднее состояние разных метеорологических явлений, поскольку это среднее состояние сказывается на жизни животных, растений и человека, а также на типе почвенного покрова»), его суровость и мягкость. Отдельные количественные показатели того или иного фактора сами по себе значения не имеют, влияет их совокупность.

При известной расплывчатости такой формулировки и самого понятия суровости и мягкости климата, биологическое значение его достаточно определенно, если считать, что совокупность внешних абиотических факторов предъявляет к организму определенные требования в отношении жизнедеятельности, поддержания определенного уровня энергетического баланса и обмена и т. д. Примером могут служить хотя бы процессы размножения. Можно полагать, что у половозрелых организмов существует потенция к непрерывному размножению, но она тормозится тем, что связанные с этим энергетические затраты могут быть осуществлены при наличии в организме известных резервов, при определенном знаке энергетического баланса. Если этих предпосылок нет, процесс тормозится. Климат в самом широком понимании определяет энергетические затраты организма (поддержание температуры тела, например, определяется условиями температуры среды, расходы организма на суточную активность и длительность последней — световыми условиями и т. п.). При этом надо учитывать, что некоторые процессы находятся в известном противодействии, как бы конкурируют один с другим,— например, смена покровов и размножение, оба требующие значительного расхода энергетических ресурсов организма. При таких условиях при неблагоприятном балансе потенциально непрерывное размножение в определенное время тормозится, и из такого взаимодействия внешних и внутренних факторов складывается ритм периодических явлений в природе. Высказанные соображения подтверждаются тем, что ритм периодических явлений особенно хорошо выражен в таких климатах, где периодически внешняя обстановка вызывает боль-

шое напряжение энергетического баланса организма, где общая нормальная его жизнедеятельность в определенные отрезки времени года весьма затруднена: мы имеем в виду север или пустыни. С другой стороны, там, где внешние условия относительно равномерны, как, например, в тропиках, у многих позвоночных нет определенной ритмики жизненного цикла, во всяком случае она более лабильна по сравнению с умеренными и холодными широтами. Все приведенные соображения о потенциальной непрерывности цикла и о возникновении его ритмики в связи с воздействием определяющих энергетический баланс организма климатических условий хорошо подтверждаются тем, что снятие этого воздействия создало особую картину размножения у домашних животных. Мы во всяком случае полагаем, что необходимость наличия корреляции между условиями среды и определенным потенциалом и типом жизнедеятельности очевидна и что таким путем и возникают изоморфные «жизненные формы» животного мира.

В суровых климатах севера среди местных (оседлых) позвоночных с автономной терморегуляцией образовались эврибионтные и в частности эвритермные формы, «прогрессивные», с высоким жизненным потенциалом, интенсивным ходом окислительных процессов (в широком смысле), с соответствующими особенностями ритмики энергетического баланса. Географический (экологический) изоморфизм выражается здесь в окраске темными черноватыми или «сверхтемными» белыми и белесыми тонами. Умеренные климаты дают окраску, соответствующую иным жизненным формам, окраску, отражающую средние ступени или фазы окисления пропигмента. Противоположный Арктике вариант, ее, так сказать, антипод — жизненная форма «теплокровное позвоночное пустынь», форма стенобионтная и относительно стенотермная, у которой приспособления к условиям среды выражаются в понижении жизнедеятельности, в снижении расходной части энергетического баланса. Здесь соответственно преобладают в окраске цвета, отражающие низкий уровень окисления пропигмента, низкий уровень окислительного обмена.

Климат влажных субтропиков (и тропиков, но, как уже отмечалось в отношении последних, случаи изоморфных экологических вариаций окраски там немногочисленны, кроме, впрочем, обусловленных вертикальной зональностью) дает на первый взгляд довольно сходную с севером картину потемнения окраски. И здесь в своеобразных, но в общем суровых условиях оседлые формы отличаются высоким потенциалом жизнедеятельности, соответствующим энергетическим балансом и интенсивным окислительным обменом. Сухие субтропики дают лишь внешнюю аналогию с влажными субтропиками или во всяком случае неполную, так как здесь, как и в умеренных климатах, относительное потемнение, за редкими исключениями, идет за счет появления примеси охристых, рыжеватых или бледнобуроватых тонов, т. е. проявления первых или во всяком случае низких фаз окисления меланогена. Эти особенности естественно не свойственны животным с высоким уровнем окислительных процессов.

Поскольку ландшафт в значительной мере есть производное климата, эти климатические особенности окраски носят в известной мере «ландшафтный» (т. е. более или менее однообразный в каждом определенном типе ландшафта) характер. Но в этом случае понятие этого ландшафтного характера новое и иное, отнюдь не только криптическое и гомохроматическое, а более широкое и глубокое. Ландшафтная окраска, как эколого-географический изоморфизм, не сводится к сходству цветов животного и субстрата (последнее, как и криптическая окраска, существует, но в отдельных частных, хотя и нередких, случаях).

Резюмируя все вышесказанное, можно придти к выводу, что в свете современных биохимических, эколого-биогеографических и таксо-

номических сведений правило климатических закономерностей вариаций окраски, или правило Глогера, существует реально, но имеет значительно более сложный характер и выражение, чем это указывалось до сих пор. Оно может быть выражено в такой форме:

У видов позвоночных с постоянной температурой тела определенному типу климата соответствует и определенный тип меланиновой окраски, обусловленный различиями в окислении пропигмента. Эти различия определяются конституциональными особенностями популяции (подвида или географической расы), приводящими в соответствие энергетический баланс организма и внешние (климатические) условия его существования.

Среди эти конституциональных особенностей в данном случае прямое значение имеет специфический уровень окислительных процессов (в широком смысле слова).

В заключение надо сделать несколько замечаний. Необходимо еще раз подчеркнуть, что эта закономерность проявляется на географических расах, подвидах одного и того же вида. За пределами вида она имеет относительное и ограниченное применение, поскольку решающее значение могут иметь различия в генеалогии, истории этих организмов, генетике, а соответственно и специфичной реактивности и т. п.

Наоборот, систематическое положение видов само по себе не имеет значения — параллельные географические вариации окраски могут возникать и возникают у самых разнообразных видов гомойотермных животных, как птиц, так и млекопитающих.

Существенное значение имеют экологические особенности, в частности характер пребывания и степень оседлости в данной местности.

И, наконец, пока нет оснований, вопреки мнению многих новейших авторов (например, Майр [18]), распространять это правило за пределы групп животного мира, обладающих постоянной температурой тела: отношение к внешним условиям, эндокринная регуляция, экологические и физиологические реакции на среду у пойкилотермных животных иные, во всяком случае не идентичные. Поэтому в отношении пойкилотермных животных вся проблема требует еще нового, подробного изучения.

Литература

1. Берг Л. С., Основы климатологии, Л., 1938.— 2. Воейков А. И., Климаты земного шара, 1884.—3. Григорьев А. А., Субарктика, 1946.—4. Дементьев Г. П., Исследования по окраске позвоночных животных, О морфогенезе и эволюции окраски арктических позвоночных (млекопитающих и птиц), Особенности окраски пустынных позвоночных и их объяснение, Уч. зап. МГУ, в печати.—5. Дементьев Г. П. и Ларионов В. Ф., Исследования по окраске позвоночных животных, О возникновении географических вариаций окраски, Зоологический журнал, XXIII (5), 1944.— 6. Завадовский Б. М., О гипертиреодизме у кур, Тр. перв. всеросс. съезда зоологов, 1923.—7. Кеппен В., Основы климатологии, 1938.—8. Серебровский Б. В., Роль климата в эволюции птиц, Бюлл. Моск. об-ва испыт. прир., 1925.— 9. Терентьев П. В., Опыт применения математической статистики к зоогеографии. Вестн. Ленингр. ун-та (2), 1946.— 10. Федюшин А. В., Восточно-палеарктические формы гаички (Parus atricapillus L.) с точки зрения климатического ортогенеза, Ежегодн. Зоологич. музея АН СССР, 1930.— 11. Allen J. A., Laws of geographical variation in North American mammals and birds, Amer. Natur., vol. 8, 1874.— 12. Dementiev G. P. and Larionov V. Th., The development of geographical colour variations with special reference to birds, Proc. of the Zool. Soc. of London, vol. 115, p. I—II, 1946.— 13. Frank F., Die Färbung der Vogelfeder durch Pigment und Structur, Journ. f. Ornithologie, 1939.— 14. Görnitz K., Über die Wirkung klimatischer Faktoren auf die Pigmentfarben der Vogelfedern, Journ. f. Ornithologie, 1923.— 15. Gloger C. L., Das Abändern der Vögel durch Einfluss des Klima's, nach zoologischen zunächst von den europäischen Landvögeln entnommenen Beobachtungen dargestellt mit dementsprechenden Erfahrungen bei den europäischen Säugetieren verglichen und durch Tatsachen aus dem Gebiete der Physiologie, der Physik und der physichen Geographie erläutet, 1833.— 16. Huxley J. S., Threat and warning coloration in birds with a general discussion of the biological functions of colour, Proc. of the VIII Intern. Ornithol. Congress, Oxford (1934), 1938.— 17. Huxley J. S., Evolution a. modern synthesis, 1942.— 18. Mayr E., Systematics and the origin of species, 1942.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 1

К БИОЛОГИИ И ФИЗИОЛОГИИ ЧЕРНОМОРСКИХ ДЕЛЬФИНОВ

А. Г. ТОМИЛИН

Московский пушно-меховой институт

В 1938—1941 гг., при трехкратных выездах на черноморские дельфинобойные промыслы, нами[1] был собран материал по поведению, биологии и физиологии дельфина-белобочки Delphinus delphis ponticus Barabasch, 1935. Летом 1946 г. я снова провел ряд экспериментов в морской промысловой обстановке и в условиях содержания животных на привязи. В настоящей статье кратко излагаются результаты этих опытов и наблюдений над дыханием, терморегуляцией, температурой тела и деятельностью сердца.

Работы над живыми дельфинами проводились крайне редко; нам известны заметки Паркера (Parker [14]) о дыхательном ритме морской свиньи (экземпляр содержался в неволе), Люиса и Джемса (Lewis a. James, 1914) о родах самки Phocaena phocaena, Брайда (Bride [13]) о содержании офалины во флоридском океанариуме. Между тем физиология Cetacea, а в особенности разделы дыхания и кровообращения, имеют много неясного и могут быть познаны в первую очередь на живых мелких китообразных. Поэтому, нам кажется, наши наблюдения будут небесполезны в поисках путей к разрешению био-физиологических проблем у Cetacea. Краткое изложение последних дано Крепсом [1].

Таблица 1

Подопытные дельфины-белобочки

Номер дельфина	Дата поимки зверя	Время поимки зверя	Длина тела в см	Номер дельфина	Дата поимки зверя	Время поимки зверя	Длина тела в см
	Самки				Самцы		
				3	23.VII.46	11^{50}	178
1	23.VII.46	11^{50}	160	4	»	»	166
2	»	»	162	5	»	»	148
7	»	»	161	6	»	»	176
8	»	»	171	12	»	18^{00}	150
9	»	18^{00}	154	13	»	11^{50}	153
10	»	»	148	14	»	»	130
11	»	»	134	17*	24.VII.46	16^{00}	162
29	24.VII.46	16^{00}	153	26	»	»	147
100*	»	12^{00}	160	33	»	»	191

[1] Самка № 100 и самец № 17 содержались на привязи в море, близ Анапской пристани.

В нашем распоряжении имелось большое количество живых дельфинов-белобочек; из них для экспериментов были отобраны 9 самок и 10 самцов, добытых в районе Анапа — Утрешт.

При изучении дыхания основное внимание уделялось выявлению с по-

[1] В проведении опытов мне оказали помощь студенты биофака Ростовского-на-Дону университета: Щербинин И., Мокроусов И., Дубровина Л., Шейнин М., Кузенко Т. (в 1938—1940 гг.) и студент Московского пушно-мехового института Беляев Ю. (в 1946 г.).

мощью секундомера ритмики дыхания при разных температурных условиях и в различной среде (в море и на воздухе); исследованию поведения дыхала и органов дыхания в нормальном состоянии и при искусственной инвазии воды; получению фонтанов; изучению дыхательных движений и связанных с ними рефлексов. Кроме того, измерялась температура в прямой кишке (ветеринарным термометром[2] с десятиминутной выдержкой); записывалась с секундомером пульсация сердца (на слух, на ощупь и по пульсации кровеносных сосудов на срезанной верхушке спинного плавника); регистрировались явления, связанные с искусственной задержкой дыхания и при утоплении (рвота, выдох через рот); изучалась роль дыхала в звуковой сигнализации и т. д. Во всех наблюдениях строго фиксировалось время пребывания зверя в море и на воздухе в подневольных условиях.

Как известно, дыхательный проход в надчерепной части Delphinidae представлен единственной, почти отвесной ноздрей, снабженной сложным мускульным клапаном с несколькими мешками (дивертикулами). Вся эта система, запирающая дыхательные пути, носит название «дыхало». Дыхало уже описывали многие исследователи: Равитц (Rawitz [17] у морской свиньи; Кернен и Шульт (Kernan a. Schulte, 1918) у карликового кашалота; Пуше и Борегард (Pouchet et Beauregard [15]), Равен и Грегори (Raven a. Gregory [16]) — у кашалота; Хауэлл (Howell [10]) — у бесперой морской свиньи и он же [11] — у офалины; Шульт (Schulte [18]) — у зародыша сейвала.

Дыхало дельфина-белобочки мало чем отличается по строению от такового других представителей семейства дельфиновых. Наружная полуэллипсовидная щель закрытой ноздри (у взрослого около 2 см шириной) выпуклостью направлена назад и помещается на возвышенном месте головы (у мертвых наружный клапан провисает чуть вниз).

Разрезанное у дельфинов №№ 14 и 100 дыхало в надчерепной части (высотой около 7 см) имело две пары мешков, расположенных в два этажа и фронтально по отношению к передней стенке ноздри. Первая пара залегала на глубине в 2 см, вторая — у самого основания, прямо над межчелюстными костями. Полость ноздри и мешков была выстлана многослойным пигментированным неслизистым эпителием, более тонким и нежным, чем кожа на голове.

Верхние мешки представляют собой горизонтально расположенные щелевидные складки (правую и левую) на передней стенке ноздри. При открывании дыхала эти складки в значительной мере распрямляются, а при закрывании заднестеночный выступ межпальцевидно входит в щель на передней стенке. Неодинаковые размеры их (ширина правого у дельфина № 100 — 4 см, а левого — 3 см), так же, как и нижней пары, связаны с асимметрией черепа.

Основное значение верхних мешков-складок мы видим в усилении замыкания дыхательных путей с возрастанием наружного давления (при нырянии). Межпальчатое замыкание дает возможность нейтрализовать также усиливающееся с погружением зверя обратное давление газа из легких на дыхало изнутри.

Ниже складок отвесная часть ноздри имеет такую же ширину, как и складки, высоту 4—5 см, с мощной мускулатурой на передних стенках; последние при закрывании дыхала всей поверхностью прилегают к наклонной мезетмоидной стенке черепа[3] и плотно запирают проход в костные парные ноздри, дополнительно к тому, что уже сделали верхние мешки.

[2] Термопару применить не удалось из-за морской качки, отрицательно влияющей на гальванометр.

[3] Наклонное, а не отвесное положение наружной плоскости мезетмоида имеет значение подстилающей опоры для клапана при давлении на него сверху. Это же объяснение мы готовы распространить на всех дельфиновых.

Нижняя пара мешков, или, по терминологии Хауэлла [11], «премаксиллярный дивертикул», открывается у самого основания ноздри и покоится (при закрытом дыхале) на предноздревой части межчелюстных костей. Верхняя стенка необыкновенно мускулиста, а нижняя — тонкостенна и плотно прилегает к костному ложу премаксилл. На любом выделанном черепе животного из семейства дельфиновых это ложе ясно видно и соответствует форме самих асимметричных мешков [4].

Согласно Хауэллу [11], ноздря офалины открывается сжатием ростральных, а закрывается сокращением латеральных мышц. При дыхательной паузе нижние мешки сплюснуты и прижаты к ложу; в этом положении дыхало закрыто; при выдохе полость их максимально увеличивается, и вся лежащая над ними ткань сдвигается вперед, открывая зияющую ноздрю (в этот момент создается впечатление, что клапан проваливается вниз). В конце вдоха верхняя стенка дивертикула снова прижимается к ложу, ткань клапана, принимая исходное положение, надвигается назад и закрывает ноздрю.

По нашим данным, сильная мускулатура дыхала, особенно премаксиллярного дивертикула, выполняет и другие важные функции, связанные со звуковой сигнализацией и терморегуляцией.

Еще в 1938 и 1939 гг. нам удалось установить существование у дельфина-белобочки «голоса», в виде писка различной интенсивности, продолжительности и тона. Оказалось, звук издают все животные, без различия пола и возраста, при различных механических повреждениях, болях, травмах, испуге и чаще всего тогда, когда поблизости имеются другие дельфины [5]. Любопытно, что самец и самка (№№ 17 и 100), спущенные на привязи в море, пищали до тех пор, пока находились в воде одновременно (притом первое время более интенсивно); «сигнализация» полностью прекратилась, когда один из них (самец) погиб. Подобные сигналы улавливаются в воде дельфинами, повидимому, на значительном расстоянии.

О разнообразии сигналов можно судить по тому, что, вытащив на палубу 90 белобочек, мы зафиксировали звуки: детской картонной открытки-пискульки, манка на рябчика, крякающей утки, кричащей кошки, кваканья лягушки и др. Тонкий писк бывает слышен на палубе еще задолго до «обсушки» аломана. Всякий нырнувший близ обметанного косяка поражается изобилию писка потревоженных зверей. У «сигналящих» дельфинов на воздухе мы всегда замечали еле уловимое движение клапана снаружи с частичным его приоткрыванием. При наблюдении над дельфинами №№ 17 и 100 мы окончательно убедились, что при писке под водой из дыхала выходят пузырьки воздуха с едва заметным движением клапана вперед — назад и чуть вниз (длительность звука до двух секунд). При аломанном лове, когда диаметр сведенной сети насчитывает всего 10—15 м, тысячи таких пузырьков поднимаются на поверхность от беспрестанно ныряющих дельфинов.

Мы полагаем, что порции воздуха «выдавливаются» сложным движением премаксиллярного дивертикула и сопутствующим ему движением остальных частей ноздри. Сильная мускулатура, особенно дивертикула, повидимому, способна обеспечить произвольную сигнализацию даже на значительных глубинах, куда погружается тот или иной вид дельфиновых. У кашалотов с их способностью нырять на сотни метров сигнали-

---

[4] У самки № 100 длина правого и левого мешков была 4,2 и 4 см, а ширина 4 и 2,5 см.

[5] Особо интересен случай с молодой самкой (123 см длиной), отмеченной 10.VII.1940: извлеченная из сети и положенная отдельно от других (и от матери), она очень сильно билась и резко кричала; крик длился по 2—2,5 секунды, упорно повторялся через весьма короткие интервалы (даже через 1—2 сек.) на протяжении получаса, пока самка не была прирезана рыбаками.

зация обеспечивается, вероятно, очень сложным и мощным устройством ноздри.

Открытые, но не объясненные Коллетом (Collett [7]) пузырьки, по которым можно проследить подводный путь сейвала, повидимому, имеют ту же природу и служат для сигнализации, что, кажется, свойственно всем Cetacea. В доказательство этого можно привести многочисленные факты (Томилин [3]) сообщения под водой животных, иногда разъединенных дистанцией в несколько километров. Как показывают наблюдения, прекрасная ориентировка происходит именно по звуковым колебаниям, издаваемым дыхалом. Таким образом, последнее как бы выполняет функцию голосовых связок и гортани наземных млекопитающих.

Помимо этого, действие дыхала связано с фонтанированием и терморегуляцией («промывка» ноздрей). В недавней статье (Томилин [2]) мы высказали мысль, что фонтаны (за исключением «парового типа») представляют лишь одно из проявлений теплорегуляции Cetacea. Изучение функционирующего дыхала и реакций его на вливание воды подтвердило эти мысли.

При закрытом клапане образуется небольшая «надыхальная» ямка вместительностью в 1—2 см^3. Кзади от этой ямки по хребту идет неглубокий жолоб, исчезающий на середине дистанции от дыхала до спинного плавника [6]. Иногда (но далеко не всегда) задерживающаяся в наддыхальной ямке вода при выдохе взлетает несколькими брызгами в стороны и на 10—15 см вверх. Это наблюдается у дельфинов в аломане, на воле и у особей, содержавшихся на привязи (№№ 17 и 100). Однако эти брызги еще трудно назвать фонтаном. Если вода не попала в полость ноздри, то настоящего фонтанчика не получается.

На основании наблюдений в естественной обстановке можно утверждать, что фонтаны производят не только киты, но и большинство (если не все) из семейств дельфиновых, а на Черном море нормально фонтанирует Tursiops tursio (это замечалось чаще в июле, чем в мае — июне).

Что касается белобочки, то он в естественной обстановке фонтанирует, повидимому, крайне редко. Настоящие брызговые фонтаны (до 2 м высотой) нам неоднократно удавалось видеть (и даже зафотографировать) в аломане; однако в данных случаях они были лишь следствием вынужденного попадания воды в дыхательные пути [7]. На дельфинах мы еще раз, в противоположность существующему мнению, убедились, что фонтанирование у Cetacea совершается выдуванием воды из ноздрей, а не захватыванием брызг с поверхности моря при подводном выходе (последнее мы признаем возможным лишь у усатых китов, и то как ненормальное явление, отклоняющееся от типичного фонтанирования).

Кстати сказать, в опытах при вынужденном выдохе под поверхностью моря никакого фонтана не получалось, кроме низкого бурунчика до 10—15 см высотой. Следовательно, столбчато-водные фонтаны, отмеченные у Tursiops, Orca и др., производятся, как и брызговые, из дыхала, уже выставившегося на воздух (этому соответствуют наши наблюдения над офалиной и касаткой).

Эксперименты над свежими особями показали, что дельфины не боятся инвазии воды в ноздрю: при насильном вливании в дыхало воды с помощью спринцовки, конец которой вводился до костных ноздрей, испытуемые животные закрывали клапан и лишь непрерывно и еле замет-

---

[6] При открывании дыхала этот жолоб остается неизменным, в противоположность тому, что заметили на фонтанирующем синем ките Эллен (Allen [5]) и на фонтанирующем финвале Эндрюс (Andrews [6]).

[7] Поэтому, когда пространство в обмете еще велико, то фонтанов не видно, а когда мало и животные вынуждены совершать вдох под водой, то брызговые фонтанчики не редкость. Такие фонтаны, выдуваемые из глубины дыхательных путей, мы называем «очистительными».

но для глаза совершали внутренними частями дыхала какие-то движения, выдавливая всю воду назад[8]. Плотно сомкнутая гортанная щель не пропускала воды и, казалось, исключала всякую возможнотсь инвазии воды в трахею и бронхи. В случае же «проскока» жидкости, альвеолы легких не подвергались опасности вследствие хорошей защиты замечательными мускульными сфинктерами, открытыми Вислоки (Wislocki) в 1929 г.

Мы исследовали поведение дельфинов №№ 10, 7, 11 и 2, вынужденно вдыхавших воду вследствие выдерживания их под поверхностью или из-за приставления к их дыхалу бездонного цилиндра, налитого водой. Самым любопытным при этом оказалось то, что животные не задыхались после двух-трехкратных вдыханий воды, а быстро очищали дыхательные пути последовательными брызговыми («очистительными») фонтанами; после этого они без заметного угнетения жили значительное время. При вскрытии легкие у самки № 7, через 12 часов после двукратной инвазии жидкости, были совершенно свободны от воды, тогда как легкие утопленного самца № 17 были наполнены ею[9].

Из «очистительных» фонтанов самым сильным и густым был первый (до 2 и даже 2,5 м высоты); за ним следовал выдох без брызг или со слабым фонтаном, потом снова сильный фонтан и выдох без брызг и т. д.; наконец, последующие фонтаны прогрессивно ослабевали и после 7—10-кратного фонтанирования у подопытных животных налаживалось почти нормальное дыхание.

У самок №№ 10 и 11, вытащенных на воздух после двух вдохов под поверхностью, в первой дыхательной паузе ясно наблюдалось «выжимание» воды сквозь щель закрытого дыхала с характерным шевелением клапана; второй выдох был совсем без брызг. Спущенная в воду на привязи самка № 10 вела себя после этого нормально в течение 12 часов, пока не была утоплена. Гибель ее наступила только после четырехминутного выдерживания под поверхностью, в течение которого она сделала восемь «вдохов»; при этом седьмой выдох она произвела через рот, выпустив большой пузырь воздуха.

Самка № 7 в подобном опыте дала 10 очистительных фонтанов, прожила на воздухе около суток и была задушена при 4,5-минутной задержке дыхания.

Интересно, что при инвазии воды в нижние дыхательные пути выдох следовал только после обычной дыхательной паузы (например, у № 11 через 30 сек.). Иными словами, кашля, который у наземных млекопитающих возник бы в подобных условиях немедленно, у белобочки обнаружить не удалось. Вероятно, это свойственно всем Cetacea.

Для способности «устранять» воду из легких имеют значение, нам кажется, не только сфинктеры бронхиоль, не пропускающие жидкость до альвеол, но также и «насосные движения» дыхала. Последнее выполняет не только запирательную и терморегуляционную роль, но и, возможно, роль своеобразного наноса. То, что очистительные фонтаны следуют не при каждом выдохе, заставляет думать, что инвазионная вода не сразу выдувается, а, возможно, постепенно собирается к верхним дыхательным путям; вероятно, при этом имеет значение насосная работа премаксиллярного дивертикула. Мы предполагаем, что и в случаях подводной сигнализации воздух захватывается из трахеи и поступает в ноздрю таким же способом — всасывательным движением дивертикула.

Ритмика дыхательных движений и роль дыхания в терморегуляции

---

[8] Вероятно, сходным образом «выгоняются» из дыхала и пузырьки воздуха при сигнализации.

[9] Трупы таких дельфинов тонули, а с нормальными легкими — плавали.

изучались нами на животных в различной среде и при различной температуре.

Свежие дельфины открывали дыхало всего на 0,2 сек., а лежавшие долгое время на солнце — до 0,5 сек. В 1938 г. у крупного самца 190 см длиной после многочасового лежания на каменной горячей площадке (на солнцепеке) дыхало открывалось на 1,5 сек. с очень тяжелым выдохом-вдохом. Как нам удалось заметить, и на крупных китах вдох и у дельфинов в два-три раза короче выдоха; в этом можно убедиться, приставив к дыхалу бумажку, отклоняемую выдыхаемым и вдыхаемым воздухом[10]. По мере ослабления сил дельфины начинают дышать чаще и на больший срок открывают дыхало; вдох при этом несколько удлиняется и относится ко времени выдоха как 2 : 3, вместо нормального 1 : 2 или 1 : 3.

Констатировано несколько случаев «пульсации» дыхала: у дельфина № 2 при температуре тела 39,5° С после пятичасового пребывания на солнцепеке ноздря открывалась семь раз с секундным перерывом (конечно, каждый раз с выдохом-вдохом); у № 6—шесть раз с еще более коротким интервалом, а у № 5 (тоже на солнцепеке) — так часто, что дыхало не закрывалось в течение четырех секунд (!).

Средние паузы между каждым актом дыхания у плавающих дельфинов были установлены с секундомером на небольшой группе (21 шт.) в аломане, когда звери еще не ощущали тесноты. За 5 минут подсчитывалось общее количество всех выставаний (126), которое делилось на произведение 5 и 21; частное показывало среднее число дыхачий особи в 1 минуту, а отсюда находилась и средняя длительность дыхательной паузы. Шестикратный подсчет показал, что последняя (при температуре воды 26,5° С) равнялась 50 сек.

Извлеченные из моря животные, как правило, учащали ритм дыхания, особенно в знойных условиях (на солнцепеке). Табл. 2 показывает средние дыхательные паузы в сотых долях минуты при различных условиях: на воздухе (в тени или на солнце) и в воде. Исследованию подверглись дельфины №№ 6, 26, 33 и особенно №№ 5 и 100.

Из табл. 2 явствует: 1) бо̀льшая частота вдохов-выдохов при более высокой температуре наружной среды (ср. дачные на солнце M_1 с таковыми в тени M_2 у №№ 6 и 5) и 2) более редкое (спокойное) дыхание в воде, чем в чуждой для зверя воздушной среде (ср. M_3 с M_1 и M_2 у № 5). Последнее положение особенно показательно на косяке, давшем среднюю дыхательную паузу в 50 сек. (0,83 мин.).

При дыхании на воздухе за длинными паузами обычно следовали одна или несколько коротких; более равномерными они были в море. Рекордное апноэ (78 сек.) отмечено у самца № 5, в 8 ч. вечера. Если учесть, что у свежих дельфинов при зажимании дыхала наблюдается сильная попытка сделать выдох-вдох уже через 1,5—2 мин., а еще через 0,5 мин. наступает рвота, то можно полагать, что нормально произвольное апноэ у них не превышает 1,5 мин. Только в одном случае (в июле 1938 г. у самца длиной 160 см) нам удалось зафиксировать смерть после пятиминутной насильственной задержки дыхания; в остальных случаях (при задушении) летальный исход наступал раньше — через 3—4,5 мин.

В 1939 г. мы заметили, как всякий раз, за мгновение перед выдохом, дельфины дергали хвостовым стеблем вверх. В 1946 г. проверка этого явления подтвердилась на десятках животных, без единого исключения: где бы зверь ни находился — в воздухе или в море, в бодром ли

---

[10] Сравнительное укорочение вдоха Cetacea, повидимому, в значительной степени предотвращает попадание воды в легкие в акте дыхания.

Таблица 2

Дыхательная пауза дельфина-белобочки в разных условиях среды и температуры

Номер подопытного дельфина	Число наблюденных дыханий (числитель), дата и время наблюдений (знаменатель)				Средняя, максимальная (числитель) и минимальная (знаменатель) длительность дыхательной паузы в сотых долях минуты			Температура, °C		
	на солнце, n_1	в тени, n_2	в воде, n_3	всего наблюдений	на солнце, M_1	в тени M_2	в воде M_3	на солнце	в тени	в воде
6	$\frac{47}{23.VII, 14^{20}}$	$\frac{47}{23.VII, 14^{50}}$	—	94	$41\frac{75}{22}$	$48\frac{70}{30}$	—	38,5	30	—
26	—	$\frac{18}{24.VII, 19^{53}}$	—	18	—	$41\frac{60}{16}$	—	—	24,5	—
33	$\frac{41}{24.VII, 19^{00}}$	—	—	41	$20\frac{74}{8}$	—	—	25	—	—
100	$\frac{25}{25.VII, 11^{15}}$	—	$\frac{85}{25.VII, 11^{00}}$	110	$13.5\frac{26}{5}$	—	$17\frac{50}{8}$	35	—	26,5
5	$\frac{67*}{23.VII}$	$\frac{77*}{23.VII}$	$\frac{29**}{23.VII, 20^{00}}$	173	$19\frac{70}{2}$	$28\frac{66}{2}$	$54\frac{130**}{2}$	36	30	25**
Косяк (21 штука)	24.VII	—	126	126	—	—	83	—	—	26

* Данные в тени и на солнце взяты в отрезке времени от 14^{30} до 16^{00}.
** Данные касаются наблюдений на воздухе, но в вечернее время (в 20^{00}).

состоянии или угнетенном — он всегда перед выдохом дергал лопастями хвоста вверх. Иногда рывок был двойным (из них первый слабее, второй сильнее).

Этот устойчивый и крайне полезный рефлекс обеспечивает максимальное выставление дыхала над поверхностью в момент короткого вдоха. Повидимому, это свойственно не только дельфину-белобочке, но и всем Cetacea.

Для сохранения жизнеспособности подопытных животных мы часто поливали их водой и заметили, что при каждом окачивании они производили выдох-вдох с предварительным рывком хвоста вверх. Если такая «ванна» повторялась даже через очень короткие интервалы, результат был неизменным. Чтобы проверить мысль, не является ли смена температурного ощущения (и, возможно,— плотности среды) важным раздражителем при открывании дыхала, с палубы были спущены в море две самки (№№ 7 и 10), привязанные за спинной плавник веревкой. Дергая за веревку так, чтобы тело периодически выставлялось из воды, мы убедились, что, как часто бы это не производить, в этот момент всегда получается выдох-вдох (даже через каждые 2—4 сек.). Наконец, то же самое повторилось на №№ 17 и 100 при поднимании их из воды через такие же короткие интервалы времени.

Этот, несомненно, целесообразный рефлекс имеет, вероятно, то значение, что обеспечивает при жизни в воде полное открывание дыхала только при смене температурного ощущения, что неизбежно наступает лишь в момент выставления зверя на воздух.

Табл. 3 знакомит нас с результатами измерения температуры в прямой кишке дельфина-белобочки в разные сроки после поимки. Как видно, пестрота цифр в первую очередь зависит от поведения: спокойного, неспокойного или буйного. Колебание температуры у одних и тех же особей было наибольшим (у № 6—4,1° С; № 2—2° С) там, где имелась резкая активизация их поведения. Спокойно лежащие показывали самые низкие цифры (36,5° — у № 160, 36,7° — у № 11). Думается, что в нормальных условиях температура белобочки вряд ли превышает 37—37,5° С. Особо интересен скачок с 38,5 до 42,6° у самца № 6, который был в сильнейшей агонии со смертельным исходом. Поскольку термометр был вытащен в момент смерти зверя, а изменение температуры (см. ниже) доходит до прямой кишки с большим запозданием, то следует считать в данном случае истинную температуру еще выше, чем 42,6°.

До сих пор самая высокая температура в отряде Cetacea записана Гульдбергом в 1900 г. для кашалота (40,0° С). Мышечная работа, совершаемая при агонии, ранении, ударах хвостом и т. д., несомненно, объясняет ту разноречивость, которая существует в температурных данных (Келлог, 1938; Гульдберг, 1900, и др.) как для одного и того же, так и для разных видов китообразных.

Любопытное постмортальное повышение температуры (на 0,55° и на 0,4° С) мы открыли при охлаждении в море тел утопленных самки № 10 (см. табл. 4) и самца № 17. Разгадка этого явления, нам кажется, заключается в агониальном температурном скачке (оба зверя при утоплении сильно бились), который дошел до прямой кишки (точнее, до термометра) не сразу, а постепенно, обусловив почти часовое повышение на полградуса. Только после выравнивания (или изотермической фазы) началось медленное падение ртутного столбика со скоростью (у № 10) 1° за 65 мин., при температурной разнице тела с наружной морской средой в 14,3° С (слой подкожного сала, служащего термоизолятором, у подопытной самки в районе ануса достигал 1,8 см).

Температура кожи живого дельфина-белобочки оказалась: 1) гораздо ниже, чем в прямой кишке, но выше, чем в наружной среде;

Таблица 3

Температура живых дельфинов-белобочек в прямой кишке (животные на воздухе)

Номер дельфина	Дата и час: добычи	Дата и час: опыта	Длина тела, см	Температура, °C	Колебание температуры у особи	Поведение зверя до вставления термометра: *1*—спокойное *2*—неспокойное *3* буйное
		Самцы				
3	23.VII.1946, 11^{50}	23.VII, 12^{30} 16^{10} 16^{02}	178	38,3 37,8 38,0	0,5°	*2* *1* *2*
4	»	» 13^{00}	166	38,1	—	*2*
5	»	» 17^{10} 18^{25} 20^{10}	148	39,0 38,9 37,5	1,5	*2* *2* *1*
6	»	» 15^{30} 18^{00}	176	38,5 42,6	4,1	*2* *3*
13	»	» 12^{30}	153	37,8	—	*1*
17	24.VII.1946, 16^{00}	25.VII, 12^{40}	162	38,0	—	*2*
	12.VII.1938, 8^{00}	12.VII, 20^{00} » » » » » »	178 163 157 172	38,2 37,35 38,05 37,85	—	—
		Самки				
1	23.VII.1946, 11^{50}	23.VII, 12^{15}	160	37,8	—	*1*
2	» »	» 12^{15} 15^{30} 18^{45}	162	37,5 39,5 37,5	2,0	*1* *2—3* *1*
7	»	» 17^{00} 18^{58} 24.VII, 9^{30}	161	38,9 37,6 37,5	1,4	*2* *1* *1*
8	23.VII.1946 11^{50}	23.VII, 16^{20} 19^{18}	171	38,3 37,0	1,3	*2* *1*
11	23.VII, 18^{00}	» 18^{30}	134	36,7	—	*1*
10	»	» 18^{30} 24.VII, 7^{50}	148	37,8 37,5	0,3	*1* *1*
100*	24.VII, 12^{00}	25.VII, 16^{56}	160	36,5	—	*1*
	12.VII.1938, 8^{00}	12.VII, 20^{00}	171	37,05	—	*1*

* До измерения температуры самка много часов находилась в воде.

2) резко отличной в разных местах: на тонких частях тела (спинном, хвостовом и грудном плавниках), которые охлаждаются интенсивнее, она была много (на 9°) выше, чем на туловище (!). Так, например, дельфин № 26 в 20 ч. 30 мин. при температуре воздуха 26° С имел на спине 29,1° С, а на спинном плавнике 38,1° С. У других экземпляров, особенно недавно вытащенных из воды, разница была меньше.

Таблица 4

Постмортальное охлаждение дельфина-белобочки в море (самка № 10, 148 см длиной, утоплена в 7 ч. 50 мин.)

Дата и час измерения	Температура, °С		Температурная разница
	прямой кишки	воды	
24.VII, 7^{50}	37,5	23,2	14,3
8^{15}	37,7	—	—
8^{24}	37,75	—	—
8^{31}	37,92	—	—
8^{36}	37,93	—	—
8^{45}	37,95	24,0	13,95
8^{50}	38,0	—	—
9^{00}	38,05	—	—
9^{24}	37,9	24,2	13,7
9^{31}	37,85	25,0	12,85
9^{38}	37,7	25,0	12,7
9^{49}	37,6	—	—
10^{00}	37,2	—	—

Вероятно плавники, обильно снабженные кровеносными сосудами, слабо изолированные жировым слоем и имеющие относительно бо́льшую поверхность, служат дополнительным терморегулятором при «перегреве» тела и через их поверхность происходит интенсивная теплоотдача в наружную среду. Механизм этой регуляции нуждается в специальном исследовании.

Воспользовавшись возможностью ощущать пульс артерий на слух и на ощупь, мы провели секундомерную запись сердцебиений трех дельфинов (№№ 17, 33 и 100) в воде и на воздухе. Эти данные, дополненные регистрацией дыханий и дыхательных пауз, представлены в табл. 5.

Интересно выявление неравномерности пульса в пределах дыхательной паузы: редкие после вдоха сердцебиения резко учащались в середине паузы, а к концу ее (перед выдохом) снова становились реже. Однако эта картина в коротких паузах была нерезкой или не наблюдалась совсем. Крайняя неравномерность пульса в седьмом столбце табл. 5 объясняется не только различным состоянием животных, но и подсчетом ударов за короткий отрезок времени, когда наблюдения случайно совпадали с разными фазами или учащения, или урежения, а затем интерполировались на минутный отрезок.

Все эти явления заслуживают тщательного физиологического исследования, тем более, что у некоторых водных млекопитающих (обыкновенный тюлень, ондатра, бобр) установлено, напротив, резкое сокращение пульса в дыхательных паузах (Крепс [1]).

Не исключена возможность, что такой ритм связан с предполагаемым (Крепс [1]) «перераспределением тока крови для временного выключения части крови из активного кровообращения», и урежение в наших опытах, может быть, представляет следствие включения кислородных запасов из «чудесной сети» к концу дыхательной паузы. Крог

(1934) приписывает чудесной сети Cetacea исключительно большое значение в механизме дыхательных процессов.

У живых дельфинов мы нашли способ в любое время вызывать рвоту путем зажимания дыхала. Если ноздрю насильно держать закрытой, то через 1,5 — 2 мин. у дельфинов появляется подергивание хвоста (рефлекс перед выдохом), еще через 15—35 сек. наступает рвота и, наконец, еще через 1,2—2,5 минуты — смерть. Свойственная и крупным китам рвота наблюдается чаще всего при длительной задержке дыхания (во время ныряния) и при сильных болевых ощущениях (ранение, травма и т. д.). В аломане этой реакции были подвержены особи с более длительным погружением (вынужденно!), а на палубе некоторые отрыгивали пищу даже при механических раздражениях (при вставлении термометра в прямую кишку, при ударах хвостами друг о друга и т. д.).

Таблица 5

Регистрация дыханий и сердечного пульса дельфина-белобочки

Дата и час		Номер подопытного зверя	Длительность наблюдения в мин.	Насчитано за время наблюдения		В среднем ударов за 1 мин.	Дыхательные паузы в сотых долях минуты	Условия опыта	
дельфина поимки	опыта			дыханий	ударов сердца			среда	температура °С
24.VII, 16^{00}	25.VII, 10^{00}	17	1	12	105	105	6,8,8,2,6,8, 6,5,6,9,7,10	Вода	26
»	» 10^{05}	»	0,75	8	100	133	8,12,7,7,7, 7,7,13	»	»
»	» 10^{10}	»	0,76	8	100	133	11,7,8,12,9, 10,9,6	»	»
»	» 10^{35}	»	0,22	?	34	154		»	»
»	» 10^{36}	»	0,20	?	30	150		»	»
»	» 10^{37}	»	0,18	?	30	166		»	»
»	» 10^{40}	»	0,27	?	20	70		Воздух	36
»	» 10^{45}	»	0,45	?	28	62		»	»
»	» 10^{50}	»	0,90	?	80	89		»	»
»	» 11^{00}	»	0,16	?	15	94		»	»
»	» 11^{10}	»	0,30	?	14	47		»	»
24.VII, 12^{00}	25.VII, 11^{20}	100	0,60	?	50	83		»	»
»	» 11^{25}	»	0,50	?	50	100		»	»
»	» $11^{\cdot 0}$	»	0,67	?	50	75		»	»
»	24.VII, $20^{\cdot}$	33	1	?	78	78		»	26

В литературе (Беддард, Beddard, 1900; Олсен, Olsen, 1914) неоднократно упоминалось о находках в желудках разных посторонних предметов — камней, гальки, песка, кусков дерева и т. д. Заглатываемые случайно, они (особенно, если попадают предметы крупных размеров) выбрасываются через рот, так как сфинктер желудка Cetacea обладает небольшим отверстием.

Выводы

1. Дыхало дельфинов производит сложные движения и выполняет многообразные функции, а именно: а) запирает ноздри при погружении в море; б) издает звуковые сигналы с помощью премаксиллярного дивертикула и функционально как бы заменяет голосовые связки наземных млекопитающих; в) несет терморегуляционную функцию посред-

ством «промывки» носовой полости окружающей водой; эта вода или активно втягивается, или пассивно впускается в носовую полость соответствующими движениями мышц дыхала и иногда может выдуваться в виде брызговых или столбчатых водных фонтанов; г) способствует удалению инвазионной воды из нижних дыхательных путей, что, возможно, достигается насосными движениями премаксиллярного дивертикула. С другой стороны, в «очистке» легких большое значение, повидимому, имеют сфинктеры вокруг бронхиолей, которые не пропускают жидкость в альвеолы и дают возможность освобождаться от нее сильными выдохами с «очистительными фонтанами» (в отличие от нормальных, вода в «очистительных фонтанах» выдувается из более глубоких частей дыхательных путей).

2. Дыхательные движения дельфина-белобочки не дифференцируются на «зондирование» и «промежуточные ныряния», столь характерные для усатых китов.

3. Произвольная задержка дыхания (апноэ) у дельфина-белобочки обычно не превышает 1,5 мин. После же 2—2,5-минутной вынужденной паузы наступает рвота, а после 4,5—5 мин.— смерть (от удушья).

4. Перед каждым выдохом-вдохом хвостовые лопасти дельфина рефлекторно дергаются вверх. Такое движение имеет адаптивное значение, так как обеспечивает выставление тела над поверхностью моря как раз к моменту вдоха.

5. Резкая смена температурного ощущения (при выставлении тела из воды на воздух) вызывает открывание дыхала и дыхательный акт. Возможно,— это основной раздражитель для открывания дыхала.

6. Нормальная температура тела дельфина-белобочки в спокойном состоянии довольно близка к таковой человека. Однако неспокойное поведение (с большой мышечной работой) резко повышает температуру, которая при сильной агонии достигает 42,6° С (в прямой кишке).

7. Обедненные жиром, тонкие, но с относительно большой поверхностью плавники (спинной, грудной и хвостовой) способны нагреваться гораздо сильнее, чем другие наружные части тела. В случаях «перегрева» (например, при мускульной работе) через поверхность плавников происходит более сильная теплоотдача, чем через прочие равновеликие участки кожи; это обусловлено большей степенью нагревания кожи плавников, что имеет существенное значение в терморегуляции.

8. Пульс сердца в длительных дыхательных паузах у дельфина-белобочки неравномерен: максимальное число ударов приходится на середину, а минимальное — на начало паузы (после вдоха) и на ее конец (перед выдохом).

Литература

1. Крепс Е. М., Успехи совр. биол., т. 14, вып. 3, 1941.— 2. Томилин А. Г., Новый взгляд на фонтаны китообразных, ДАН (в печати), 1946.— 3. Томилин А. Г., Тр. Ростовского-на-Дону биол. об-ва, вып. 3, 1939.— 4. Томилин А. Г., К вопросу о биологии черноморского дельфина, Тр. Новороссийской биол. ст., т. II, вып. 3, 1940.— 5. Allen G. M., American Naturalist, vol. 38, No. 453, 1904.— 6. Andrews R. G., Bull. Amer. Mus. Natural History, N. Y., vol. 26, 1909.— 7. Collett R., Proc. Zool. Soc. London, 1886.— 8. Le Danois E., Arch. Zool. Exp. Gen., ser. 5, vol. 6, 1910.— 9. Guldberg G., Magazin Naturvidenskaberne, Bd. 38, Christiania, 1900.— 10. Howell B., Proc. Unit. St. Nat. Mus., vol. 70, Art. 13, 1927.— 11. Howell B., Aquatic mammals, Baltimore, 1930.— 12. Lillie D. G., Proc. Zool. Soc. London, 1910.— 13. McBride, Natural History, January, vol. XLV, No. 1, 1940.— 14. Parker G. H., J. Mammology, vol. 13, 1932.— 15. Pouchet et Beauregard, Comptes rendus Soc. biol., (8) 11, 1886.— 16. Raven H. a. Gregory W., Amer. Museum Novitates, No. 677, 2.XIII.1933.— 17. Rawitz B., Intern. Monatsschr. f. Anatomie und Physiologie, Bd. 17, H. 6/8, 1900.— 18. Schulte H., Mem. Amer. Mus. Nat. Hist., N. S., vol. I, 1916.— 19. Wislocki G. B., Amer. J. Anat. Philadelphia, vol. 44, 1929.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 1

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ЗАМЕТКИ ПО БИОЛОГИИ КУЛАНА (EQUUS HEMIONUS) В МОНГОЛИИ

Институт эволюционной морфологии Академии Наук СССР[1]

А. Г. БАННИКОВ

Кулан (Equus (Asinus) hemionus Pall.) сохранился в Монголии едва ли не лучше, чем в какой-либо другой стране. Однако и здесь за последнее столетие этот вид имеет тенденцию к сокращению своего ареала. При этом приходится отметить, что существующая летняя охота на кулана (и косвенное воздействие человека) привела, в ряде районов, к резкому сокращению за последние годы численности этого замечательного животного. В связи с этим все данные, хотя бы лишь немного способствующие познанию этого вида, мне представляются интересными, тем более, что специальных работ о кулане в Монголии, насколько мне известно, нет, в то время как заметки о кулане довольно часты в трудах путешественников и зоологов, посетивших Монголию (Пржевальский [11, 12, 13, 14], Потанин [10], Грумм-Гржимайло Г. Е. и Грумм-Гржимайло М. Е. [3], Козлов [6—8], Ладыгин [9], Казнаков [4], Andrews [18], Формозов [15] и др.).

Работая на территории Монголии 3½ года (1942—1945), я собирал материал по настоящему и былому распространению кулана, а также некоторые данные по его биологии, которые и излагаются в настоящей статье.

При составлении прилагаемой к статье карты-схемы и при работе над очерком географического распространения я использовал: собственные наблюдения, опросные данные и рукописный материал бывших сотрудников Комитета Наук МНР А. Д. Симукова (1927, 1930 и 1935) и В. И. Казакевича (1925—1927) из архива указанного учреждения. В процессе составления карты учтены также все доступные мне для использования наблюдения упомянутых выше путешественников.

Географическое распространение

В настоящее время кулан обитает в юго-западной части страны. Северная граница распространения этого вида (с запада на восток) проходит по линии (см. карту, рис. 1): нижнее течение р. Булугун, оттуда вдоль Монгольского и далее Гобийского Алтая до пустынного хребта Баянгиин-нуру (100° в. д.). По мелкосопочнику этого опустыненного хребта куланы подымаются к северу в котловину оз. Ногон-нур, огибают гору Бохар-ула и проникают далее к озерам Бон-цаган-нур и Бигэр-нур. Отсюда, не регулярно, в наиболее благоприятные годы, куланы доходят до озер Дургэ-нур и Хара-усу-нур, через Шаргиин- и

[1] Настоящая работа написана на основании материалов, собранных автором в бытность его заведующим кафедрой зоологии Монгольского университета.

Хуйсин-гоби. В Шаргиин-гоби куланы бывают не ежегодно и лишь кратковременно, главным образом осенью; напротив, в Хуйсин-гоби небольшое число их держится более или менее регулярно. От котловины оз. Бон-цаган-нур, где куланы неизменно встречаются в значитель-

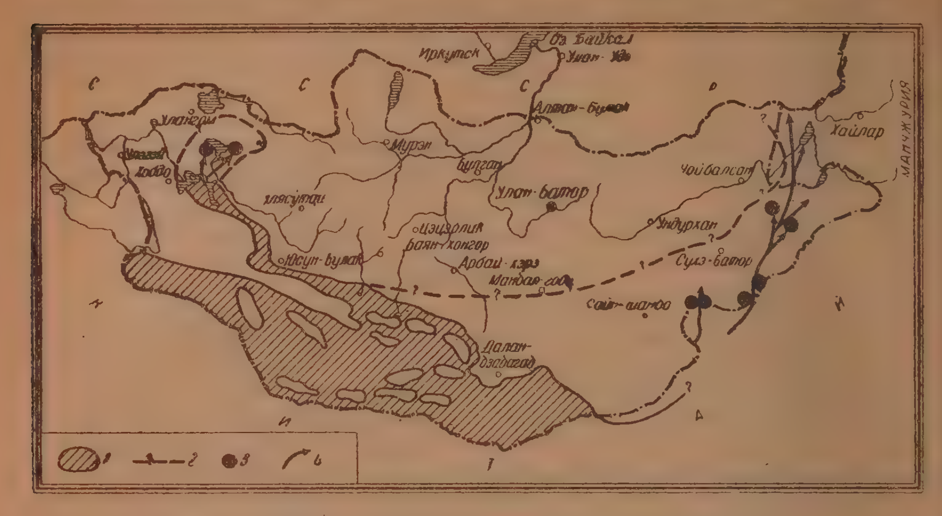


Рис. 1. Карта-схема распространения кулана в Монголии.

1 — ареал кулана, *2* — вероятные границы ареала в середине прошлого века, *3* — точки, где отмечены забеги кулана, *4* — вероятные пути забегов

ных количествах, северная граница их обитания, далее на восток, пройдет через нижнее течение рек Байдарик, Туин-гол, Тацаин-гол и еще далее, повернув на юго-восток, обойдя оз. Улан-нур и поселок Далан-дзадагад с юга, спустится к склонам гор Хурху. От хребта Хурху северная граница распространения кулана, продолжая спускаться к юго-востоку, уйдет за государственную границу, примерно у меридиана 108° в. д.

Южнее только что очерченной границы куланы встречаются, конечно, не повсеместно. Так, наиболее значительные участки, не посещаемые куланом, следующие: хребет Аджи-богдо, скалистая часть хребта Эдэрэнгиин-Нуру, горы: Ихэ-богдо, Бага-богдо, Арца-богдо, хребты: Нэмэгэту, Тосту, Дзёлен, Гурбан-сайхан и ряд других более мелких поднятий.

Помимо только что очерченных границ, где куланы обитают постоянно, известны забеги этого вида в следующие пункты на восток от обычных мест обитания: районы гор Шилин-богдо, Богдо-ула и окрестности Алтан-обо. Все эти пункты расположены у 112—116° в. д.

Наиболее массовые забеги в район указанных пунктов были отмечены по опросным данным в 1911 (?), 1915, 1921, 1929, 1930 и 1934 гг. Известны случаи, когда в этих местах добывали куланов. Так, из табуна куланов, идущих к северу от Шилин-богдо (114°30′ в. д. и 45°30′ с. ш.), в 1911(?) г. охотником Ульзейту были убиты 18 куланов. Примерно в том же районе в 1934 г. охотник Лопил убил из кочующего табуна молодого жеребца. К северу от Богдо-ула (114° в. д. и 45° с. ш.) в 1934 г. были убиты два кулана. Наконец, в 1929 г. были отмечены куланы еще дальше к северу: у оз. Лаг-нур и у северного подножья гор Мадат-хан-ула.

Менее известны забеги к северо-западу от границ постоянного обитания куланов. Достоверно отмечен лишь один случай, когда (в 1935 г.)

одиночные куланы наблюдались у юго-западного и северо-восточного берегов оз. Хиргиз-нур.

Населению памятны времена, когда куланы были распространены несколько шире. У населения на востоке страны сохранились воспоминания о том, что лет 50—60 тому назад куланы с юга, из тех мест, откуда отмечены в упомянутые выше годы забеги, регулярно осенью доходили до района Тамцак-булака, Бадмаши-худука и еще далее на север к озерам Буир-нур и Далай-нур (Барга). Более того, по утверждению многих, не более как 50 лет назад у Буир-нура постоянно держался значительный табун куланов, в несколько десятков голов. Последнее мне кажется вероятным, ибо не раз отмечаемые в прошлых столетиях частые забеги куланов в восточное Забайкалье (Паллас, Pallas [19], Радде, Radde [20], Черкасов [16]) становятся понятными, если допустить, что куланы в те времена водились в Монголии столь далеко на северо-востоке[2]. Лет 40—60 назад, по опросным данным, куланы регулярно встречались в Шаргиин-гоби и у оз. Хиргиз-нур, доходя до северных подножий хребта Хан-хухэй[3].

Таким образом, ареал кулана в Монголии за последнее столетие, сократился довольно значительно, главным образом за счет восточной части страны (предположительные границы ареала кулана в прошлом веке даны на карте-схеме). О возможной причине этого явления я сделаю несколько замечаний в заключительной части работы.

Верхний предел обитания кулана будет лежать где-то у 2000 м. По шлейфам (бэлям) гор, в весеннее время, куланы, возможно, подымаются несколько выше, до 2200—2300 м, однако мной они, непосредственно, на такой высоте не отмечались. Что касается нижнего предела, то о нем вряд ли можно говорить, поскольку 700 м, где отмечены куланы, являются почти нижним пределом гипсометрического уровня Монголии.

Местообитания

Биотопы, занимаемые куланом, довольно разнообразны как по характеру растительности, так и по рельефу. Что касается последнего, то наиболее излюбленными местами обитания кулана необходимо считать: 1) небольшие по площади межгорные долины или котловины озер и 2) мелкосопочник и подножья гор. На больших открытых пространствах в несколько сот километров, как и непосредственно в горах, куланы встречаются редко, особенно в летнее время. По опросным данным, весной куланы часты в горах, что связано, во-первых, с более ранней вегетацией на южных склонах и, во-вторых, с тем, что горы дают куланам укрытия от столь частых весной пылевых бурь. По тем же сведениям, лишь в зимнее время куланы встречаются иногда на значительных открытых пространствах.

Данные о характере растительности в местах обитания куланов с июня по сентябрь сведены в табл. 1, где объединены в группы главнейшие типы биотопов.

Из приведенной табл. 1 видно, что ковыльково-луковые пустынные степи (полупустыни), баглуровые пустыни и ковыльково-баглуровые полупустыни — излюбленные биотопы кулана в летнее время.

Ковыльково-луковая полупустыня, имеющая большое распространение, располагается по волнистым и увалистым равнинам, по мелкосопочнику, долинам и пологим склонам гор. Растительный покров таких

---

[2] На карте распространения животных Радде [20] помечает кулана у южного берега Тарай-нур и от оз. Далай-нур вплоть до государственной границы.

[3] Лидеккер в 1904 г. по экземпляру с оз. Хиргиз-идр описал подвид E. onagr. castaneus (Novit. Zool., vol. XI, p. 590).

пустынных степей низкорослый и разреженный; почва покрыта щебнистым панцырем. Основу травостоя составляют гобийский ковылек (Stipa gobica) и многокорешковый лук (Allium polyrhyzum).) Часто к этим двум видам примешивается змеевка поздняя (Diplachne serotina) и пижма тысячелистная (Tanacetum achillaeoides), реже полыни

Таблица 1

Биотопы	Число встреченных табунов	Приблизительное число голов	Максимальное число голов в табуне (приблиз.)	Среднее число голов в табуне
Ковыльковые, ковыльково-луковые и луковые полупустыни	59	685	300*	12
Ковыльково-баглуровые и баглуровые пустыни	26	394	130	15
Саксауловые пустыни	8	32	9	4
Солянковые пустыни	4	15	7	4
Прочие типы пустынь	3	11	5	3
Итого	100	1137	—	11

* Табун в 300 голов был встречен однажды; было бы точнее этот случай исключить из таблицы (более подробно см. раздел о составе табунов).

(Artemisia frigida, A. adamsi). В более южных частях появляется баглур (Anabasis brevifolia) и солянка почечконосная (Salsola gemmascens). В последнем варианте степи принимают более пустынный характер. По мере увеличения роли баглура к югу, эти степи принимают все более пустынный облик, переходят в другой из намеченных нами характерных биотопов — ковыльково-баглуровые и затем баглуровые пустыни.

Баглуровая пустыня в ряде районов встречается почти в чистом виде, создавая своеобразный тип пустыни. Располагаясь обычно на шлейфах гор и мелкосопочнике, эти пустыни имеют изреженный и бедный в видовом отношении травостой. Помимо баглура, здесь немного гобийского ковылька и лука. Иногда развиваются однолетники: аристида и полынь веничная. Здесь могут также примешиваться полукустарники. и кустарники: Reaumuria soongarica, Salsola, Nitraria Schöberi, N. sphaerocarpa, Zygophyllum xanthoxylon, Zygophyllum sp. ?, Caragana, Ephedra, Eurotia ceratoides, Kalidium gracile, Haloxylon ammodendron и некоторые другие. По мере движения к югу, роль кустарников обычно возрастает и пустыня становится кустарниковой или саксауловой. В целях экономии места не буду описывать здесь эти типы пустынь, поскольку они не столь типичны для кулана в летнее время, а отошлю интересующихся этим вопросом к другой нашей работе [2].

Первый биотоп — ковыльково-луковая полупустыня играет в жизни кулана наибольшую роль. Здесь куланы появляются к июлю месяцу, когда после первых дождей эта полупустыня быстро зеленеет. Они обитают здесь часто и до следующей весны, поскольку травостой хорошо сохраняется на корню после увядания. Особенно большое значение имеют эти пастбища в августе — сентябре. Сюда, привлекаемые, видимо, главным образом луками, собираются многочисленные табуны куланов.

Баглуровая пустыня, хотя и развивается раньше ковыльково-луковой полупустыни, не играет, видимо, такой большой роли. Здесь кула-

ны в значительных количествах держатся лишь первую половину лета, откочевывая в августе в ковыльково-луковые полупустыни. Незначительная роль этих пустынь в жизни куланов объясняется еще и тем, что на зиму членики баглура осыпаются, так что пастбища становятся вовсе не пригодными. Зимой большое число куланов встречается в кустарниковых пустынях на юге страны, куда они откочевывают

Таблица 2

Наименование корма	Примерный процент по объему			
	№ 1 ♀ ad. 4.VII.45	№ 2 ♀ ad 8.VII.45	№ 3 ♀ ad. 16.VIII.43	№ 4 ♀ ad. 16.VIII.43
Ковылек гобийский (Stipa gobica)	30—40	5—10	10	—
Галагетон (Halageton sp.?)	—	—	15—20	Единичн.
Парнолистник (Zygophyllum sp.?) .	—	—	20	75—80
Солянка (Salsola sp.?)	—	—	20—25	—
Эфедра Пржевальского (Ephedra przewalskii)	—	—	15—20	10
Ревень гобийский (Rheum leucorhizum)	—	—	Единичн.	Единичн.
Поташник стройный (Kalidium gracile)	—	—	»	—
Лук монгольский (Allium mongolicum)	20	85—90	»	5—10
Баглур (Anabasis brivifolia)	20	5—10	»	—
Лук многокорешковый (Allium polyryzum)	—	—	5—10	—
Реомюрия (Reaumuria soongarica) .	15—20	—	—	—
Дерис, чий (Lasiogrostis splendens)	5	—	—	—

из баглуровых пустынь. Однако правильных массовых кочевок все же не отмечено, видимо, идет лишь некоторое перемещение. Значительные широкие кочевки, по опросным сведениям, наблюдаются лишь в случае многоснежных зим, когда куланы уходят либо на юг, в упомянутые пустыни, либо в горы. Крутые склоны гор, как правило, лишены снежного покрова. В горах же, или, вернее, на южных шлейфах гор, в весенние месяцы всегда собираются многочисленные табуны куланов, уходящие в начале июня в баглуровые пустыни или ковыльково-луковые полупустыни.

Питание

Материал по питанию, которым я располагаю, незначителен. Однако, поскольку вообще столь редки и трудно добываемы данные по питанию крупных животных, приведу свой материал целиком в виде протоколов вскрытия желудков добытых куланов (табл. 2)[4].

Из приведенных анализов содержимого желудков видно, что наибольшую роль в питании кулана играют: ковылек, луки и баглур. Далее видна значительная роль кустарниковых и полукустарниковых кормов: парнолистника, эфедры и Salsola sp.?. Эти данные подтверждаются наблюдениями над кормящимися куланами. Приведу несколько выдержек из дневника. 19 августа 1943 г. я наблюдал за куланами, которые срывают в основном луки, шармот (поташник), в меньшей степени ковылек. Хорошо видны выборочные потравы и пучки упомянутых

[4] Корма определялись в поле А. А. Юнатовым, которому автор крайне признателен.

растений во рту животных. 16 августа того же года табунок куланов кормился, собирая луки, парнолистник, эфедру и ковылек. 7 июля 1945 г. я наблюдал куланов, кормящихся ковыльком, луками и, возможно, собиравших в небольшом количестве полыни (холодную и Адамаса); однако типичных лохматых пучков полыни во рту куланов, когда они поднимали головы, не было видно.

Число выписок о таких наблюдениях не буду увеличивать. Отмечу лишь, что корма кулана выборочны. Так, например, в саксауловой пустыне мне не приходилось наблюдать в летнее время куланов, кормящихся саксаулом. То же самое касается караганы, терескена, нитрарии и ряда других растений.

Несколько слов о водопоях кулана. Мои наблюдения подтверждают замечания путешественников (Пржевальский, Грумм-Гржимайло, Ладыгин и др.) о том, что вода кулану необходима. Несмотря на огромную выносливость этого зверя и довольно сочные корма, кулан, в противоположность антилопам, решительно не может обходиться без водопоя. Не только многочисленные следы куланов кругом родников и ключей в пустыне, где земля бывает буквально истоптана копытами куланов, но и непосредственное наблюдение за табунами говорят о том, что едва ли не ежедневно, обычно во второй половине дня, к заходу солнца, куланы отправляются на водопой. Часто удавалось проследить по следам, как куланы покрывают большие расстояния, отправляясь к воде. Такие переходы, совершаемые легкой рысью под предводительством жеребца, превышают в ряде случаев 20—30 км. Однако необходимо подчеркнуть, что чаще куланы держатся летом в таких местах, где открытые водоемы в виде ключей и родничков находятся на расстоянии не более 15—20 км друг от друга, так что ежедневные переходы к воде у кулана не столь велики. При путешествии в пустыне не трудно бывает обратить внимание на тот факт, что одинаковые по кормовым условиям участки неравномерно заселены куланом. В центре больших сухих открытых пространств этого вида нет, он как бы «жмется» к горам, держась по периферии больших долин и котловин. Последнее связано с водопоями, ибо именно около гор мы чаще всего находим выходы грунтовых вод на поверхность в виде ключей и родничков.

На водопой куланы, видимо, ходят один раз в день, чаще вечером, хотя мне приходилось наблюдать в бинокль табунок куланов, идущих на водопой и во время восхода солнца.

Ночь проводят куланы на лежках, обычно в мелкосопочнике или среди редких невысоких кустарников. Днем же в летнее время, в противоположность, скажем, диким верблюдам, они не лежат, а все время медленно передвигаются по пастбищам, либо, выбрав пыльные места, принимают ванну, избавляясь от насекомых.

О составе табунов, размножении и линьке

Из табл. 1 видно, что среднее количество голов в табуне кулана не столь велико (11 голов), однако здесь же обращает на себя внимание огромное максимальное число голов в табуне. Это требует пояснения. Строго говоря, в последнем случае нужно было бы говорить не о табуне, а о стаде, собравшемся на пастбище. При внимательном наблюдении за такими большими стадами всегда можно различить внутри группы табунки по 5—10 голов с жеребцом во главе. Таким образом, здесь мы имеем дело не с большими табунами, а со скоплением многих табунов в одних местах. О еще бо́льших скоплениях пишет В. Казакевич (1927), который наблюдал в сентябре у хребта Тосту стада в 500—600 голов.

Табун в несколько сотен голов наблюдал 14 мая 1941 г. в котловине Бон-цаган-нур Э. М. Мурзаев (личное сообщение).

Табунок куланов, в строгом смысле слова, состоит из жеребца, самок и молодых, еще не отставших от маток. Половой состав внутри табуна трудно поддается определению, ибо на расстоянии легко отличается пол лишь совершенно взрослых животных; одногодки и двухлетки не различимы. Проведенные наблюдения над восемью табунами в июне и июле дали в среднем следующие результаты полового и возрастного состава: среднее число в табуне — 7; из них взрослых самцов — 1, самок взрослых на 1 самца — 3,8, молодых (1—2 года) на табун — 2,3. Всего подсчитано голов — 58.

Приведенные цифры, подсчитанные на небольшом количестве, все же дают представление о половом и возрастном составе. Они, правда, не совсем верно отражают картину возрастного состава, поскольку нет данных о жеребятах рождения этого года, держащихся первые 2—3 месяца отдельно от взрослых. Жеребята наблюдались мной всего два раза. Первый раз — 4 июля 1945 г. в котловине оз. Ногон-нур. Машина экспедиции, потревожив многочисленные табуны кулана, вспугнула лежавшего в лощинке совсем маленького жеребенка, которому было не более 10—15 дней. Жеребенок, сделав несколько неуверенных прыжков, присоединился к скакавшему мимо табуну куланов. Спустя пять дней, 9 июля того же года, у восточной оконечности хребта Тайшири-Сэрхэ, в мелкосопочнике, я поднял одиноко лежавшего жеребенка. По словам кочевников-скотоводов, роды у куланов происходят с последних чисел мая до середины июня. Бывают случаи, что монголы ловят жеребят и воспитывают их с лошадьми. Так, в Далан-дзадагаде охотник Сандок-Доржи, по его рассказам, наблюдал в пустынном мелкосопочнике роды у кулана в первых числах июня 1936 (?) г. Поймав жеребенка, он выкормил его. По рассказам упомянутого охотника, роды очень легкие, быстрые, и жеребенок в первый же час быстро бегает, но скоро устает, а потому обычно лежит где-либо среди камней и кустов, не сопровождая взрослых. Гон, по мнению монголов, у кулана — в начале сентября, однако в июне и июле мне приходилось наблюдать попытки жеребцов крыть самок. Самки, добытые 4 и 8 июля, и одна молодая самка из двух добытых 16 июля имели припухшие наружные половые органы; выделялась слизь. При этом замечу, что у самки, добытой 4. VII, матка сократилась еще не полностью. Все были кормящие, с обилием молока в железах. В середине июля нам неднократно приходилось наблюдать, как жеребцы «играют», бегают кругом своего табуна, забегая вперед, ложатся на спину, катаются, ржут, забавно прыгают перед кобылами сразу четырьмя ногами и т. д. При этом во время «игр» молодежь из этого же табуна, годовики и двухлетки, всегда отделяется и наблюдает на почтительном расстоянии в несколько десятков метров. Самцы в табунах строго смотрят за своими самками, отгоняя других жеребцов. Отстающих самок и молодых подгоняют легким покусыванием или пугают характерными взмахами головы. Так, вблизи упомянутого оз. Ногон-нур, лежа за камнями, я наблюдал, как жеребец, убегая от экспедиционной машины, выехавшей из-за холмов, все время возвращался, подгоняя отстающих самок и молодежь, которые неохотно следовали за ним, и, увлеченный этим, в итоге подогнал свой табун под самые камни, не замечая за ними людей, пока винтовочный выстрел не положил одну из самок. Самец после этого большими прыжками во главе своего табуна умчался за сопки, но спустя несколько минут вернулся вновь один и, как всегда в таких случаях, ходил кругом нас, тревожным ржанием подзывая убитую самку.

Говоря о размножении, уместно упомянуть о любопытных данных, собранных мной 25 июля 1943 г. в Ноян-сомоне. По рассказам населе-

ния, в 1-м баге (районе) этого сомона есть помесь кулана с лошадью — самочка. Был еще гибрид самец, но последний был убит. В 6-м баге того же сомона долго жил гибрид — самочка, которая в конце концов была случайно убита охотниками, принявшими ее за кулана. Все гибриды, которые, по рассказам, не столь редки в этих местах, похожи на куланов настолько, что только при близком тщательном рассмотрении можно заметить незначительные черты лошади, в виде более длинной и толстой метелки хвоста, длинной гривы, несколько иных пропорций тела. К табунам лошадей осенью часто в этих районах пристают жеребцы куланов. Гибридов самцов скотоводы убивают за злобность, самки же живут по многу лет, однако, по рассказам, видимо, или гибнут, либо уходят к куланам; во всяком случае второе поколение монголам неизвестно.



Рис. 2 Раненая самка кулана (4 июля 1945 г., котловина оз. Ногон-нур). Хорошо видны остатки зимней шерсти на лбу, между ушами, на боках и на шее

Весенняя линька происходит у кулана очень поздно, причем по полам и возрастам она идет не одновременно. Раньше всех линяют жеребцы. К началу июля почти все без исключения жеребцы имеют свежую, яркую, летнюю шерсть, хорошо отличаясь от самок. Самки в это время, т. е. к началу июля, перелинивают лишь частично (рис. 2). Летняя шерсть видна на голове, ногах, отчасти шее



Рис. 3. Раненая самка кулана (8 июля 1945 г., восточная оконечность гор. Сэрхэ), закончившая линьку

и боках. Спина несет еще старую светлопесчаную грязную зимнюю шерсть. Лишь к середине июля самки полностью надевают летнюю шерсть (рис. 3). Молодые годовики и двухгодовалые по срокам линьки занимают как бы среднее положение между жеребцами и взрослыми кобылами. Однако у них линька, видимо, более растянута, особенно у

годовиков. Приходилось отмечать таких куланов, вылинявших в начале июля и с клочьями зимней шерсти в середине этого месяца. Возможно, у молодежи также есть половые различия в сроках линьки, которые не уловлены мной из-за невозможности различать пол в этом возрасте на расстоянии.

Заключение

В заключение мне хотелось бы высказать предположение о возможных причинах сокращения ареала кулана в Монголии. Как я говорил, кулан сократил свой ареал главным образом за счет юго-восточной и восточной части. По качеству пастбищ юго-восточная часть страны не хуже, а даже лучше западной, но населения на юго-востоке больше, и это — первая причина уменьшения количества куланов на востоке Монголии. Однако воздействие человека на кулана не столько прямое, сколько косвенное. В разделе о биотопах я указывал, что кулан в настоящее время охотно держится в мелкосопочнике у подножья гор, в межгорных долинах. Рассматривая карту страны, нетрудно подметить, что ареал кулана в пределах Монголии лежит в более пересеченных западных областях. Последнее, на мой взгляд, связано не только с тем, что пастбища в таких местах разнообразнее и в случае гибельных засух дают больше возможностей при кочевках, но и в том, что горные районы всегда несут большее число открытых водоемов, в виде ключей, родничков, ручейков. Действительно, сопоставляя юго-восток Монголии с западом, в этом легко убедиться. В то же время, как я упоминал, куланам необходимы водопои. На востоке страны, где открытых источников мало, они оказались очень скоро все заняты человеком, и кулан был вынужден покинуть эти районы. На западе же страны, где таких источников много и они не заняты полностью человеком, кулан сохранился. Это предположение тем более вероятно, что домашний скот и близость человека, сами по себе, если есть свободные открытые источники, не влияют существенным образом на куланов. Нам неоднократно приходилось наблюдать куланов, пасущихся рядом с табунами лошадей и обращавших чрезвычайно мало внимания даже на скачущих мимо них всадников.

О роли водоемов в распространении кулана свидетельствует и тот факт, что пункты, куда отмечены забеги куланов, расположены на самом востоке страны, т. е. уже в предгорьях Б. Хингана, где много источников, речек и пресных озер. В то же время в равнинных участках, лишенных источников, скажем к югу от Сайн-Шанда, забеги куланов не отмечены, несмотря на то, что последние районы ближе к местам постоянного обитания кулана. Таким образом, водопои являются узким местом в биологии куланов.

Наконец, как подтверждение важной роли водоемов можно толковать и тот факт, что на открытых пространствах куланы бывают лишь зимой, т. е. тогда, когда эти пространства могут быть покрыты (хотя и незначительным и непостоянным) снеговым покровом.

Выводы

1. В настоящее время кулан в Монголии населяет юго-западную часть страны, подымаясь на север до 46° в центральной части страны, до 48° в западной. На восток обычно не заходит далее 108° в. д.

2. Известны периодические забеги кулана в восточную Монголию у 112° и 116° в. д. В этих районах и далее к северу, вплоть до оз. Буир-нур, куланы встречались в прошлом веке регулярно.

3. Основные биотопы куланов ковыльково-луковые, злаково-солянковые и буглуровые полупустыни и пустыни.

4. Основу питания кулана летом составляют: ковылек, луки и баглур; несколько меньшую роль играют кустарники и полукустарники. Водопои для кулана необходимы.

5. Среднее количество в табуне куланов — 11 голов, причем на одного самца приходится 3—4 самки и 2—3 молодых (одно-двухлеток). Численность отдельных стад может достигать 300 и более голов.

6. Гон у куланов происходит, видимо, в конце лета. Рождение молодняка в конце мая, в июне. Молодые первое время держатся отдельно от взрослых. Весенняя линька в начале июля.

7. В природе, видимо, возможны помеси кулана с домашней монгольской лошадью.

8. Вероятно, основная причина сокращения ареала заключается в том, что человек занял, на востоке страны, все открытые источники, лишив кулана водопоев.

Литература

1. Банников А. Г., Материалы по биологии и географическому распространению дикого верблюда, Зоологический журнал, т. XXIV, вып. 3, 1945.— 2. Банников А. Г., Мурзаев Э. М., Юнатов А. А., Очерк природы Заалтайской Гоби в пределах Монгольской Народной Республики, Изв. ВГО, т. LXXVII, вып. 3, 1945.— 3. Грумм-Гржимайлс Г. Е. и Грумм-Гржимайло М. Е., Описание путешествия в Западный Китай 1897—1907.— 4. Казнаков А. М., Мои пути по Монголии и Каму, «Монголия и Кам», т. II, вып. 1, 1907.— 5. Козлов П. К., Тр. экспедиции Имп. рус. геогр. об-ва по Центральной Азии 1893—1896 под нач. Роборовского, т. II, 1899.— 6. Козлов П. К., По Монголии до границ Тибета, «Монголия и Кам», т. I, вып. 1, 1905.— 7. Козлов П. Г., Кам и обратный путь, «Монголия и Кам», т. I, вып. 2, 1906.— 8. Козлов П. К., Монголия и Амдо и мертвый город Харахото, 1923.— 9. Ладыгин В. Ф., О пересечении Гоби от Далан-туру в Сучжоу, Изв. Русск. геогр. об-ва, т. XXXVI, вып. 2, 1900.—10. Потанин Г. Н., Очерки северо-западной Монголии, вып. 1—4, 1881—1883.— 11. Пржевальский Н. М., Монголия и страна тангутов, т. I—II, 1875—1876.—12. Пржевальский Н. М., От Кульджи за Тянь-шань и на Лоб-нор, 1878.— 13. Пржевальский Н. М., Из Зайсана через Хами в Тибет и верховья Желтой реки, 1883.— 14. Пржевальский Н. М., От Кяхты на истоки Желтой реки, исследование северной окраины Тибета и путь через Лоб-нор по бассейну Тарима, 1888.— 15. Формозов А. Н., Млекопитающие Северной Монголии, 1929. —16. Черкасов А., Записки охотника Восточной Сибири, 1867.— 17. Юнатов А. А., Краткий очерк растительности Монгольской Народной Республики, Уч. зап. Монгольского гос. ун-та, т. I, вып. 1, 1946.— 18. Andrews R. C., The new conquest of Central Asia, I, 1925.— 19. Pallas, Reise durch verschiedene Provinzen des russischen Reichs, Bd. II, 1771.— 20. Radde G., Reisen im Süden von Ost-Sibirien, Bd. I, 1862.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 1

О ПРИЧИНАХ ГИБЕЛИ ЛОСЕЙ И ФАКТОРАХ, ВЛИЯЮЩИХ НА ЕЕ ИНТЕНСИВНОСТЬ

В. П. ТЕПЛОВ

Печорский государственный заповедник

Динамика численности вида за определенный период времени, в данном конкретном районе, в основном определяется: а) интенсивностью размножения, б) интенсивностью гибели и в) миграциями (в широком смысле этого слова). Каждая из указанных причин обусловливается одним или несколькими факторами, выяснить которые удается зачастую только путем длительных наблюдений.

Особо богатый материал для подобных исследований может дать работа в заповедниках, где животные в значительной степени исключены из сферы влияния человека. В заповеднике можно учесть некоторые природные факторы, зачастую подавляющиеся факторами антропургическими и поэтому мало заметные в обычных условиях.

Настоящая статья посвящена характеристике одного из моментов, влияющих на динамику численности лося,— причинам и интенсивности гибели.

Материал по данному вопросу собран мной в Печоро-Илычском государственном заповеднике в течение девятилетнего периода (с 1937 по 1946 г.).

Общее состояние и условия существования популяции лосей в заповеднике характеризуются следующими данными. Количество лося год от года возрастает. За девятилетие оно увеличилось примерно в четыре раза. На зимних стойбищах в марте 1938 г. было учтено около 170, а в марте 1946 г.— около 670 лосей. Увеличение поголовья лосей на охраняемой территории шло как за счет притока из окружающих охотничьих угодий, так и за счет размножения поселившихся в заповеднике животных. Плотность населения лося невысока. На 1000 га лесопокрытой площади приходится вряд ли больше одного зверя. В основном это объясняется тем, что лось в сравнительно недавнем прошлом почти совершенно не встречался в Печорской тайге и появился здесь лишь в начале текущего столетия. Появление лося было, по всем данным, связано с образованием значительных площадей березовых и осиновых насаждений на местах сгоревшего хвойного леса.

Обеспеченность лося кормами в общем должна быть признана удовлетворительной. Однако в последние годы наблюдается «перегрузка» лосями некоторых зимних стойбищ, когда в многоснежный период звери концентрируются по рекам, на льду которых снег невысок. Из числа крупных хищников в заповеднике обычны россомаха и бурый медведь.

Селения, расположенные поблизости от заповедника, невелики и находятся друг от друга на значительном расстоянии. Скот выпасается в непосредственной близости от селений и частого контакта с лосями не имеет.

Гон лосей протекает в сентябре. Специфическая особенность этого явления в районе заповедника — редкие случаи драк у самцов и слабо выраженный рев. За весь период работы ни мне, ни другим сотрудникам заповедника ни разу не удалось слышать голос ревущего лося. Телятся лосихи в первой половине мая. Число лосят в приплоде, как правило, равно двум. Процент лосят в популяции за годы моих исследований колебался от 18 до 25 и в среднем был равен 21 (цифры получены путем массовой регистрации лосей в период июня — августа). Самцы составляют 53, а самки 47% взрослой части популяции (данные учетов на зимних стойбищах).

За весь период наблюдений было зарегистрировано 27 случаев гибели лосей. 14 (52%) животных утонуло, провалившись под лед при переходе через реки в ноябре, 12 (44%) убито хищниками (россомахой и медведем) и 1 лось (4%) — месячный теленок — погиб от истощения, отстав от самки из-за вывиха ноги.

Учитывая указанный выше рост поголовья лосей в заповеднике, можно было ожидать, что число регистраций погибших животных будет год от года увеличиваться, если только гибель имела во все годы одинаковую интенсивность.

Цифры табл. 1 показывают, что этого в действительности не было.

Таблица 1

Число случаев гибели лосей в Печоро-Илычском заповеднике, зарегистрированное в отдельные годы

Годы	1938	1939	1940	1941	1942	1943	1944	1945	1946 *
Число находок погибших лосей	—	1	1	5	6	1	3	7	2
Утонуло	—	1	1	3	5	—	—	4	—
Убито россомахой	—	—	—	2	1	—	2	1	2
Убито медведем	—	—	—	—	—	1	1	2	—

* До мая месяца.

Сопоставив число случаев гибели лосей в отдельные годы с особенностями отдельных лет, я смог установить следующие закономерности:

а) Во время переправ через реки лоси наиболее часто тонут в годы затяжного ледостава, когда в связи с отсутствием устойчивых морозов между появлением на реке шуги и ледоставом проходит более 20 дней. В такие годы лед непрочен, и лоси очень часто проваливаются при переходе через реки. Лоси не боятся непрочного льда и почти всегда продолжают переправу, даже если им приходится проваливаться по нескольку раз. Если на пути попадается полынья, то лоси обычно ее не обходят, а пытаются переплыть. Проваливание под лед или переплывание через полыньи оканчиваются для лосей благополучно, если они могут достать ногами дно; в этом случае они легко выбираются из воды. Если же лось попадает на глубокое место, то он, после долгих попыток выбраться, тонет.

б) Случаи гибели лосей от россомахи наиболее часты в зимы, отличающиеся высоким снеговым покровом. Снежный покров затрудняет передвижение лося и облегчает его добычу россомахе. Из восьми лосей, убитых этим хищником, пять было уничтожено в марте, когда снежный покров достигает максимальной высоты.

в) Зимы, отличающиеся высоким (в метр и более) снежным покровом, отрицательно влияют и на размножение лосей, вызывая гибель значи-

тельной части приплода. После зим, когда снежный покров не достигает метра, у большинства лосих бывает по два лосенка, после же глубокоснежных зим — по одному (см. табл. 2).

Таблица 2

Сопоставление числа лосят с высотой снежного покрова в зиму, предшествующую отелу

Годы	1938	1939	1940	1941	1942	1943	1944	1945	1946
Число лосих с 2 лосятами	4	5	9	6	6	5	5	8	3
Число лосих с 1 лосенком	3	4	7	22	—	2	5	2	12
Среднее число лосят на 1 лосиху, имеющую приплод	1,6	1,6	1,6	1,2	2,0	1,7	1,5	1,8	1,2
Средняя максимальная высота снежного покрова в см в зиму, предшествующую отелу	55	91	85	100	87	90	102	78	110

Затрудненное передвижение по слишком высокому снежному покрову и более длительный период питания грубыми зимними кормами вызывают, повидимому, истощение организма лосих, в связи с чем лосята рождаются слабыми и гибнут в больших количествах.

Сказанное позволяет сделать вывод о том, что интенсивность гибели лосей в районе Печорского заповедника определяется климатическими факторами. Неблагополучные для лосей годы отличаются затяжным ледоставом и высоким (в метр и выше) снежным покровом.

Причины гибели у лосей различных половых и возрастных групп неодинаковы. Среди утонувших лосей 9 штук (64%) было взрослыми самцами, 4 (29%) взрослыми самками и 1 (7%) молодым полуторагодовалым лосем, пол которого установить не удалось. Более тяжелые взрослые животные проваливаются под лед и тонут чаще молодых. Из 8 лосей, убитых россомахой, взрослых (но не старше 3 лет) было 6 штук (75%) —2 самца и 4 самки — и лосят в возрасте 10—11 месяцев —2 штуки (25%). Очевидно, россомаха избегает нападать на взрослых крупных лосей. Среди 4 погибших от медведя лосей лишь один был взрослой самкой, а остальные 3-месячными лосятами. Медведь не всегда может справиться с взрослым лосем. В заповеднике зарегистрирован случай, когда медведь-шатун, напавший на взрослого лося-самца, был убит ударом копыта по голове. Лось раздробил ему лобные и носовые кости. Таким образом, нападениям хищников подвергаются главным образом лосята и лосихи. Из 19 погибших взрослых лосей 10 (53%) было самцами, а 9 (47%) — самкам. Эти цифры полностью совпадают с приведенными выше показателями соотношения полов у лосей в заповеднике.

Описанные причины гибели типичны для лосей Печорского заповедника, а также сходных с ним районов северной тайги. С изменением условий существования должны изменяться и причины гибели. Это подтверждается наблюдениями в Бузулукском бору, переданными мне зоологом Е. Н. Кнорре, которому я приношу здесь свою благодарность.

Неоднократно описанный в литературе Бузулукский бор представляет собой изолированный распаханной степью лесной массив с лесопокрытой площадью около 50 000 га. Лоси, совершенно уничтоженные здесь человеком к 1919 г., в настоящее время снова размножились в результате охраны нескольких зашедших сюда особей. Увеличение

поголовья шло довольно быстрыми темпами. Зимой 1927 г. в бору держалось около 50 лосей, к 1941 г. число их возросло не менее чем до 300 голов. На 1000 га лесной площади приходилось 6 лосей.

Поскольку бо̀льшая часть массива занята сосновыми насаждениями, кормовые стации лося используются им весьма интенсивно. Из числа крупных хищников в Бузулукском бору встречается только волк, не наносящий, по всем данным, лосю сколько-нибудь заметного вреда. Последние медведи убиты были в половине прошлого столетия. На территории бора расположено более 10 селений и много кордонов. Не менее густо населены и прилегающие к бору степные районы. Лоси весьма близко соприкасаются с домашним скотом, выпасаемым на большой части массива. Гон лося наблюдается в сентябре; протекает он бурно. Случаи драк самцов, сопровождающихся тяжелыми ранениями, наблюдаются часто. Отел происходит примерно в те же сроки, что и в Печорском заповеднике. Лосихи рождают обычно по 2 лосенка. Среди взрослой части популяции самцы занимают примерно 60, а самки 40%.

За период с 1934 по 1941 г. Е. Н. Кнорре были зарегистрированы 12 случаев находок мертвых лосей, погибших от следующих причин: а) от старости — 1 самка, б) от травматических повреждений и случайных причин — 1 взрослая самка (сломавшая ногу) и 1 взрослый самец (запутавшийся рогами в кустах), в) утонули — 1 взрослый самец (провалившийся в «окно» торфяного болота), г) от ран, полученных в драках во время гона, — 5 взрослых самцов, д) от инфекционных заболеваний (подозрение на шумящий карбункул) — 1 взрослая самка и 2 молодых самца. У лосей Бузулукского бора наблюдается повышенная гибель самцов (75% всех случаев). Основные причины смертности — гибель от ран, полученных в драках во время гона (42%), и от инфекционных заболеваний (25%).

В итоге можно сделать следующие обобщения. В двух рассмотренных районах, резко различных по своим физико-географическим условиям и степени населенности человеком, причины гибели лосей неодинаковы.

В девственной Печорской тайге, не затронутой воздействием человека, лоси в основном гибнут от хищников или тонут во время переходов через реки в период их замерзания. Интенсивность смертности от этих причин определяется климатическими особенностями отдельных лет. Оба пола гибнут в соотношении, наблюдающемся в природе. Смертность в данном случае не нарушает соотношения полов.

В Бузулукском бору, где воздействие человека на природу сказывается весьма сильно, лоси гибнут от причин, обусловленных прямым или косвенным образом антропургическими факторами. Гибель от ран, полученных в драках во время гона, находится в связи с повышенной плотностью населения. Последняя возникла благодаря влиянию человека. Помимо прямой охраны лося в последние годы, человек способствовал увеличению численности этого животного ослаблением влияния хищников. Медведь в бору полностью уничтожен. Влияние волка ослаблено, а возможно, и совершенно устранено путем непосредственного его уничтожения и предоставления более доступного, чем лось, корма в виде домашнего скота и падали. Вторая причина гибели — гибель от болезней — также связана с деятельностью человека. Выпас в лесу домашнего скота обусловливает наличие инфекции.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 1

ЧУВСТВИТЕЛЬНЫЙ ТЕСТ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ АНДРОГЕННЫХ ВЕЩЕСТВ

С. Д. ЮДИНЦЕВ

Кафедра динамики развития организма Московского государственного университета

Одним из очень важных моментов, определяющих возможность дальнейших исследований по регуляции мужской половой системы, является усовершенствование существующих и разработка новых методов (тестов), с помощью которых можно судить о содержании гормона в той или иной среде, например в крови, моче, различных тканях и т. д. Особенно остро ощущается необходимость разработки таких методов, которые были бы пригодны для физиологических исследований так называемого «мужского полового гормона» (точнее — различных андрогенных веществ) в организме.

Из-за малой чувствительности существующих методов мы не имеем достаточных данных, которые характеризовали бы количественно гормональную продукцию семенника, мало знаем об относительном значении различных андрогенных веществ, обнаруживаемых в мужском организме, не знаем, как изменяется содержание этих веществ в связи с возрастом, сезоном и различными внешними условиями и физиологическим состоянием организма.

В последние годы много работ посвящено изучению и использованию химических методик (см. например, Каллоу, Callaw и сотр. [9], Раков, Rakoff [23]), являющихся различными модификациями цветной реакции, предложенной Циммерманом (Zimmerman [24]). Сущность этой реакции заключается в способности стеронов, имеющих атом кислорода с двойной связью у 17-го углерода, в присутствии щелочи давать цветную реакцию с метадинитробензолом. Таким образом, эта реакция на 17-кетостероны. Однако это не эквивалентное андрогенам понятие, так как есть андрогены, не имеющие кислорода в 17-м положении. С другой стороны, имеются вещества, которые имеют атом кислорода в соответствующем положении, дают цветную реакцию, но не обладают биологической активностью.

Таким образом, существующие пока методы химического определения андрогенных веществ далеко не удовлетворительны, и получаемые ими результаты могут очень сильно расходиться с биологической активностью изучаемых соединений.

Из целого ряда биологических методов, предложенных для испытания андрогенов, некоторые не получили применения из-за их неспецифичности (например, брачная окраска у горчака и других рыб). Мало пригодны для количественных целей методы, основанные на гистологических исследованиях (например, высота слизистого эпителия семенных пузырьков и простаты). Это очень специфическая качественная реакция и как таковая она будет применяться в дальнейшем, но ее очень трудно применить для количественного определения андрогенов.

Чаще всего для количественных целей используют легко измеримые реакции — увеличение веса семенных пузырьков и простаты у крыс или мышей и рост гребня у каплунов. Таким образом, практически применяют один тест на млекопитающих и один тест на птицах.

Кратко можно охарактеризовать достоинства и недостатки этих тестов.

Вес семенных пузырьков и простаты. Этот тест очень широко используется в ряде работ [Юдинцев [6], Динслей и Паркс, Мур (Deanesly a. Parkes [10, 11, 12], Parkes [22], Moore [21]) и многие другие]. Тест интересен тем, что он максимально близок к целям, для которых в большинстве случаев используется препарат, т. е. для регуляции мужской половой системы у млекопитающих животных.

Но он имеет крупные недостатки: большую индивидуальную изменчивость (впрочем, это свойственно и всем другим биологическим тестам) и малую чувствительность. Для получения реакции нужно вводить экстракты из большого количества крови, мочи или семенников, и, таким образом, в данной форме тест не пригоден для физиологических исследований.

Надо указать также, что вес семенных пузырьков и простаты оказался тестом не абсолютно специфичным, так как значительный рост этих придаточных желез происходит под влиянием эстрона. За последние годы показано, что синтетические эстрогены, например стильбестрол, также вызывают значительное увеличение веса семенных пузырьков, главным образом за счет увеличения мышечного слоя этих органов (Павлова [5]). Высота слизистого эпителия под влиянием эстрогенов не повышается, и, таким образом, при гистологическом исследовании можно различить специфическую реакцию от неспецифической; но гистологический тест, как сказано выше, неудобен для количественных исследований, а весовая реакция, как мы видим недостаточно специфична и мало чувствительна.

Чаще всего используется для интересующих нас целей гребень кастрированного петуха. Для вызывания реакции у каплунов требуется меньше андрогенов, чем у крыс, но все же довольно много. Так, по данным Международной комиссии по биологической стандартизации препаратов [20] нужно ежедневное введение каплунам 100 γ андростерона для вызывания небольшой реакции, и это количество принято за интернациональную единицу. Для сопоставления укажем, что одна интернациональная единица эстрона, соответствующая тому количеству, которое вызывает реакцию у кастрированных мышей, той же Международной комиссией принята равной 0,1 γ Таким образом, наиболее принятый тест для «мужского полового гормона» (гребень петуха) в тысячу раз менее чувствителен, чем общепринятый для «женского полового гормона» (влагалищная реакция Аллена Дэйзи). Поэтому, если мы можем определять эстрогены в небольших пробах крови или мочи, изучать их судьбу в организме и т. д., то общепринятый тест для мужского полового гормона не дает таких возможностей для физиологических исследований, потому что он в тысячу раз менее чувствителен. Естественно, что это порождает необходимость дальнейшей разработки новых более чувствительных тестов для определения андрогенов, так как без этого невозможно углубленное изучение гормональной регуляции мужской половой системы.

За последние годы в этом отношении открываются новые возможности: во-первых, использование цыплят сразу после получения из инкубаторов и, во-вторых, локальное воздействие изучаемых веществ на эффекторные органы. Цыплята являются по сравнению со взрослой птицей более стандартными, они не требуют кастрации, более доступны, и можно рассчитывать на меньшую изменчивость материала. По данным Бренемана рост гребня начинается при инъекции андростерона с дозы 62—63 γ в сутки (Breneman [7]).

Локальное влияние гормональных веществ непосредственно на эффекторные органы позволяет увеличить чувствительность теста во много раз, так как при таком способе применения требуется гораздо меньше препарата для вызывания реакции, чем при введении в кровяное русло и достижении нужной концентрации во всем организме (Вундер [1]).

Комбинация этих двух возможностей, т. е. локальное применение мужского полового гормона к гребню цыплят, изучалась в работах Эмменса (Emmens [14], Мак Коллаф и Гюлле (McCullagh a. Guillet [19]), Даф и Дерби (Duff a. Darby [13]), Госкинс с сотр. (Hoskins, Beach, Coffman a. Koch [17]) и Франка с сотр. (Frank a. Cowork [15]). Однако вопрос о применимости этого теста продолжает оставаться неясным. Франк и сотр. [15] и Эмменс [14] указывают на возможность его использования, другие авторы подвергают этот вопрос сомнению.

Интересуясь вопросом о содержании андрогенов в организме при различных физиологических состояниях, мы прежде всего должны были уделить внимание методическим вопросам. Стремясь подобрать такой чувствительный биологический тест, с помощью которого можно было бы определять содержание андрогенов в различных тканях, в небольших пробах крови, мочи и т. д., мы провели довольно значительную работу для изучения возможности применения наиболее обещающего из всех перечисленных тестов — именно теста, основанного на стимуляции роста гребня у цыплят при локальном применении испытуемых препаратов. В настоящей статье представлены результаты этих исследований, дающие характеристику чувствительности и степени точности интересующего нас теста.

Материал и методика

Для опытов брались цыплята породы белый леггорн в возрасте трех суток, за исключением одного из опытов, оговариваемом в тексте, так как в нем использовались пятисуточные цыплята. Цыплята содержались в больших клетках, размером

86 × 35 × 50 см, обогревавшихся электрическими лампами, вставляемыми внутрь клетки, так что температура у пола клетки достигала 27—30°. В клетке содержалось до 50 цыплят. Цыплята разных групп размечались с помощью красок.

Испытуемые препараты: 1) андростерон — нами был использован международный стандартный препарат, полученный через посредство лаборатории Государственного контроля эндокринных препаратов Всесоюзного института экспериментальной эндокринологии; 2) тестостерон — пропионат; препарат фирмы Шеринг (фабричное название — «тестовирон»); 3) экстракт из сборной мочи мужчин; 4) экстракт из сборной мочи женщин.

Методика приготовления экстрактов из мочи описана в работах Я. М. Кабака [2, 4]. Принцип методики заключается в экстрагировании гормонально активных веществ из подкисленной мочи хлороформом. Маслянистый остаток после отгонки хлороформа дальнейшей очистке не подвергался, во избежание потерь.

Как химически чистые андрогены (андростерон и тестостерон — пропионат), так и экстракты, полученные из мочи, растворялись в 96° спирту с тем расчетом, чтобы разовая доза на цыпленка содержалась в объеме 0,05 мл. Указанное количество спиртового раствора того или иного препарата с помощью туберкулинового шприца наносилось локально на гребень, ежедневно, в течение пяти дней, каждому из цыплят, относящихся к группе, предназначенной для испытания данной дозы того или иного препарата.

Каждая доза-препарат испытывалась на группе из десяти цыплят. В отдельных группах за время опыта имелся незначительный отход цыплят; число особей к концу опыта указано в соответствующей колонке таблиц. Цыплята через пять полных суток после начала воздействия убивались; гребень срезывался бритвой и взвешивался на торзионных весах.

Для сравнения имелись две контрольные группы цыплят: нормальные цыплята той же партии, а также цыплята, на гребень которых наносился в течение пяти дней только один растворитель — спирт.

Обе контрольные группы, так же как и подопытные, состояли из 10 особей. Разница в среднем весе гребня у цыплят разных групп, по сравнению с контрольными, служила критерием реакции.

Экспериментальные данные

1. Зависимость степени реакции от дозы андростерона

Предварительно было необходимо решить вопросы: а) о чувствительности данного тест-объекта (гребня цыплят при локальном применении препарата) к андрогенам; б) об индивидуальной изменчивости реакции; в) о зависимости степени реакции от дозы андрогена.

Для этого предварительно была поставлена большая серия опытов с использованием различных доз одного и того же препарата. В качестве такового и был избран андростерон — официальный международный стандартный препарат.

Данные, полученные при испытании различных доз андростерона, представлены в табл. 1 и на рисунке. Эти данные показывают, что средний вес гребня у контрольных цыплят равен 8,5±0,6 мг. Суточные дозы андростерона $^1/_{32}\,\gamma$, $^1/_{16}\,\gamma$ и $^1/_8\,\gamma$ не вызывают реакции: средний вес гребня у цыплят соответствующих групп 7,1; 8,5; 8,2 мг, т. е. практически не отличается от контроля.

Начиная со следующей дозы ($^1/_4\,\gamma$) уже заметен значительный эффект — примерно удвоение веса гребня. Таким образом, минимальная эффективная доза андростерона в условиях нашего опыта находится в пределах $^1/_8$—$^1/_4\,\gamma$. При дальнейшем увеличении дозы в 2 и 4 раза, т. е. вплоть до 1 γ, наблюдается усиление эффекта. Однако явной зависимости между величиной дозы и эффектом в пределах от $^1/_4$ до 1 γ установить не удается, так как промежуточная доза ($^1/_2\,\gamma$) вызвала эффект не больший, чем доза в два раза меньшая ($^1/_4\,\gamma$). Может даже создаться впечатление, что при дозе $^1/_2\,\gamma$ степень реакции несколько снижена по сравнению с реакцией от предыдущей дозы. Однако биометрическая обработка полученных данных не подтверждает реальности этого небольшого снижения.

Таким образом, оценивая зависимость степени реакции от дозы андростерона, можно сделать заключение, что из числа применявшихся

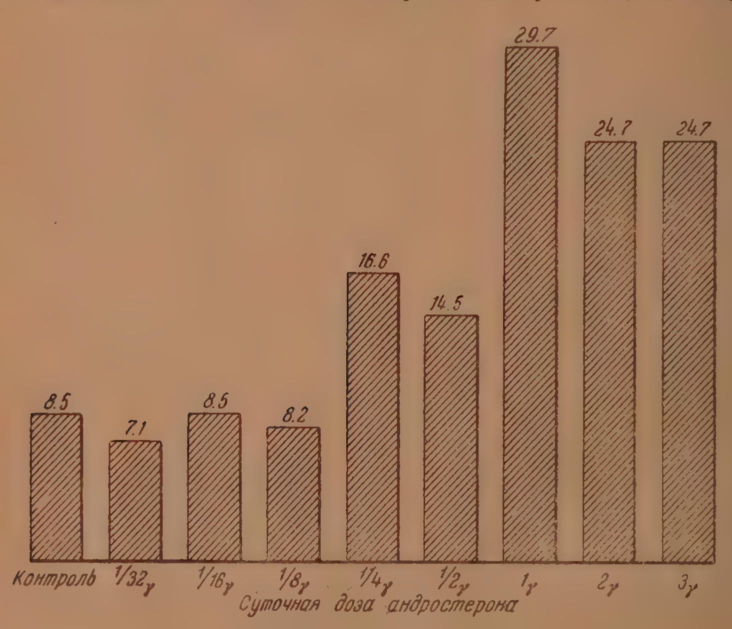
нами доз: а) минимально эффективной дозой является $^1/_4\,\gamma$; б) максимальный эффект был получен при увеличении дозы до 1 γ; в) дальней-

Таблица 1

Влияние андростерона на рост гребня

Доза андростерона в γ		Количество цыплят	Средний вес цыплят в г		Средний вес гребня в мг
суточная	общая доза за 5 дней		до опыта	в конце опыта	
1/32	1,6	7	37	40	7,1 ± 0,5
1/16	0,90	8	36	40	8,5 ± 0,7
1/8	4	8	38	39	8,2 ± 1,1
1/4	2	10	39	43	16,6 ± 1,7
1/2	2,5	7	37	39	14,5 ± 1,5
1	5	9	37	46	29,7 ± 3,7
2	10	10	34	53	24,7 ± 2,5
3	15	10	31	40	24,7 ± 2,3
Контроль					
—	-	10	38	48	8,5 ± 0,6

шее увеличение дозы (до 2 и 3 γ) не приводит к дальнейшему увеличению эффекта (некоторое снижение эффекта при этих дозах, по сравнению с действием 1 γ, также биометрически нереально); г) в пределах



Средний вес гребня (в мг) цыплят при разных дозах андростерона

доз от $^1/_4$ до 1 γ, при высшей дозе, реакция значительно больше, чем при меньшей (соответствующий вес гребня 29,7±3,7 мг и 16,6 ±1,7 мг по сравнению с 8,5±0,6 мг у контрольных цыплят).

Между указанными двумя группами разница биометрически является вполне достоверной. Однако и в указанных пределах доз не

удается установить закономерности возрастания эффекта в зависимости от дозы, о чем уже говорилось выше.

Таким образом, обнаруживаются достоинства изучаемого теста и его недостатки. Достоинства заключаются в большой чувствительности реакции. Надо иметь в виду, что для вызывания аналогичной реакции при введении препарата путем подкожной или интрамускулярной инъекции для каплунов, по данным Международной комиссии по стандартизации [20], необходимо 100 γ в день, а для цыплят, по данным Бренемана [7], необходимо около 60 γ в день.

Наши материалы, приведенные выше, показывают, что при локальном применении андростерона гребень цыплят реагирует на дозу, во много раз меньшую, чем при введении препарата путем инъекций,— а именно, примерно в 400 раз меньшую, чем указано для каплунов, и примерно в 240 раз меньшую, чем указано выше для цыплят.

Недостатки изучаемого теста в основном сводятся к двум: а) довольно значительная индивидуальная изменчивость реакции (впрочем, не бо́льшая, чем при широко применяемых указанных выше гораздо менее чувствительных методах, в которых препарат вводится путем инъекций); б) недостаточная закономерность зависимости между возрастанием дозы и изменением эффекта.

2. Реактивная способность гребня у самцов и самок

В связи с тем, что цыплята поступали в опыт в возрасте, когда различить пол было трудно, а поэтому использовались как самцы, так и самки,— необходимо было выяснить, одинакова ли реактивная способность у цыплят того и другого пола.

В табл. 2 представлена реакция гребня в отдельности у самцов и у самок после воздействия разными дозами андростерона.

Таблица 2

Влияние андростерона на рост гребня у цыплят

Группа опыта	Суточная доза андростерона в γ	Общая доза за 5 дней	Количество цыплят	Средний вес в г: до опыта	Средний вес в г: в конце опыта	Пол	Средний вес гребня в мг: отдельно у ♂ и ♀	Средний вес гребня в мг: общий для обеих групп
I	1/32	5/32	2	36	39	♂	7,5	7,1
	1/32	5/32	5	39	41	♀	7,0	
II	1/16	5/16	3	37	43	♂	9,2	8,5
	1/16	5/16	5	35	38	♀	8,0	
III	1/8	5/8	3	34	37	♂	9,3	8,2
	1/8	5/8	5	39	40	♀	7,5	
IV	1/4	1/25	4	37	40	♂	19,5	16,6
	1/4	1/25	6	40	45	♀	14,8	
V	1/2	2,5	3	37	40	♂	15,0	14,5
	1/2	2,5	4	37	38	♀	14,1	
VI	1	5	3	37	46	♂	33,5	29,7
	1	5	4	37	46	♀	24,9	
VII	2	10	5	34	53	♂	26,5	24,7
	2	10	5	34	53	♀	29,5	
VIII	3	15	3	31	39	♂	27,0	24,7
	3	15	7	31	14	♀	23,8	
Контроль								
	—	—	3	38	48	♂	11,2	8,5
	—	—	7	38	48	♀	7,3	

В общем под опытом во всех сериях было 67 самцов и 95 самок. Однако просто суммировать этот материал не представляется возможным, так как в различных сериях цыплята подвергались воздействию различными дозами. В отдельных же группах материал слишком мал, чтобы при наличии индивидуальной изменчивости можно было сделать определенные заключения. Все же, анализируя материал по разным сериям, можно отметить, что в большинстве серий средний вес гребня у самцов выше, чем средний вес гребня у самок. Таким образом, выявляется как будто несколько бо́льшая реактивность у петушков. Для окончательного установления этого факта необходим специальный опыт на большой и единообразной по воздействию группе цыплят.

3. Изменяется ли реактивная способность гребня к андрогену в присутствии эстрогена?

Для решения вопроса о применимости исследуемого теста не только для определения химически чистого андростерона, но и для изучения андрогенной активности экстрактов из мочи, крови, тканей и других источников, чрезвычайно важно выяснить, оказывают ли влияние на изучаемую реакцию примеси других веществ, в особенности эстрогенов.

Важность этого вопроса определяется тем, что основной интерес исследования представляет создаваемая этим тестом возможность определения содержания гормона в небольших пробах крови, мочи и т. д. При наличии небольшого количества исходного материала сколько-нибудь значительная очистка экстрактов очень затруднительна и во всяком случае связана с неизбежными потерями активного вещества. Между тем в организме, как известно, андрогенам сопутствуют эстрогены.

Для решения этого вопроса был поставлен опыт, в котором на двух группах цыплят изучалось действие соответственно по $^1/_4\ \gamma$ и $1\ \gamma$ андростерона, а у двух групп цыплят к испытуемым растворам андростерона был добавлен эстрон в количестве, значительно превосходящем возможное его относительное содержание в различном материале, получаемом из организма человека. Дозы эстрона вместе с результатами опыта представлены в табл. 3.

Таблица 3

Влияние андростерона в присутствии эстрона на рост гребня цыплят

Количество цыплят	Андростерон + + эстрон в γ		Андростерон		Средний вес в г		Пол	Средний вес гребня в мг	
	суточная доза	за 5 дней	суточная доза	за 5 дней	до опыта	в конце опыта		отдельно у ♂ и ♀	общий для обеих групп
3	0,25+1	6,25	—	—	39	40	♂	14,8	12,1 ± 1,84
6	0,25+1	6,25	—	—	39	44	♀	10,7	
5	—	—	0,25	1,25	35	42	♂	15,1	14,0 ± 2,11
3	—	—	0,25	1,25	34	45	♀	12,3	
4	1+1	10	—	—	37	42	♂	20,2	18,5 ± 2,87
6	1+1	10	—	—	34	40	♀	17,3	
5	—	—	1	5	38	42	♂	21,7	20,5 ± 1,78
5	—	—	1	5	37	42	♀	19,2	

У цыплят, на гребень которых наносился раствор, содержащий только андростерон или же андростерон вместе с эстроном, разница в реакции очень незначительна и биометрически не реальна. Таким образом, мы можем считать, что примесь эстрона, могущая содержаться в экстрактах из мочи человека, не может сколько-нибудь существенно сказаться на результатах.

Описанный выше тест открывает большие возможности для целого ряда физиологических исследований, а именно, для обнаружения и количественного определения андрогенов в небольших пробах мочи, крови, тканей и т. д.

Действительно, по данным Каллоу [8], в литре мужской мочи содержится 2,9 мг адрогенов (в условном пересчете на андростерон). Если учитывать, что при ранее применявшихся тестах на каплунах и на цыплятах, при введении препарата путем инъекции необходимо было ежедневное введение соответственно 100 или 65 γ адростерона в день, а следовательно, за пять дней соответственно 500 и 325 γ, то можно рассчитать, что для получения реакции необходимо было каждой птице ввести количество экстракта, эквивалентное 150 см³ мочи (для каплуна) или около 100 см³ для цыпленка. Нужно также иметь в виду, что для получения количественных данных необходима постановка опыта на группе, состоящей из достаточного количества особей, и потому требуемое для исследования количество исходного материала (в данном случае мочи) приходится увеличить в соответственное количество раз.

Если для мочи такое определение было возможным, то, естественно, получение такого количества индивидуальных проб крови и других тканей для физиологических исследований весьма затруднительно. Имеющиеся данные о содержании адрогенов, например в семенниках, основаны на опытах, в которых каждой птице вводился экстракт, эквивалентный нескольким килограммам семенников (см. Кох, Koch [18]).

Очевидно, что физиологические исследования, а тем более регулярные исследования изменения содержания гормона у одной какой-либо особи при разных состояниях — практически невозможны.

Описываемый в настоящей работе метод биологического испытания андрогенов, как показано выше, значительно более чувствительный и открывает в этом отношении новые возможности. В качестве примера мы в данном сообщении приводим опыт с испытанием экстрактов из мочи.

А. Экстракт из мочи мужчин

В табл. 4 представлены результаты испытания экстрактов из сборной мочи мужчин. На гребень цыплят разных групп (I, II, III, IV) наносился спиртовый раствор экстракта в количестве, эквивалентном от

Таблица 4

Влияние экстракта из мужской мочи на рост гребня цыплят

Группа опыта	Суточная доза мочи в см³	Общая доза за 5 дней	Количество цыплят	Средний вес в г: до опыта	Средний вес в г: в конце опыта	Пол	Средний вес гребня в мг: в отдельности у ♂ и ♀	Средний вес гребня в мг: общий для обеих групп
I	1,25	6,25	8	37	45	♂	19,2	17,3
	1,25	6,25	2	34	38	♀	8,5	
II	0,42	2,08	3	37	45	♂	23,2	20,1
	0,42	2,08	7	37	45	♀	18,9	
III	0,21	1,04	4	38	49	♂	14,4	13,8
	0,21	1,04	6	38	47	♀	13,4	
IV	0,1	0,5	4	38	47	♂	13,8	15,0
	0,1	0,5	6	39	47	♀	15,7	
Контроль								
V	—	—	3	38	48	♂	11,2	8,5
	—	—	7	38	49	♀	7,3	

0,1 до 1,25 см³ мочи, ежедневно. Таким образом, общее количество экстракта за пять дней на одного цыпленка соответствовало 0,5 см³ мочи для цыплят группы IV и соответственно больше для цыплят других групп.

Приведенные в табл. 4 данные показывают, что все применявшиеся дозы экстракта из мочи оказались эффективными, вызвав значительное увеличение среднего веса гребня. Даже у цыплят, получавших наименьшую из испытанных доз (эквивалент 0,5 см³ мочи за пять дней), имеется значительная реакция гребня (средний вес 15 мг по сравнению с 8,5 мг у цыплят контрольной группы).

В целом данный опыт показывает, что нанесением экстракта из мочи на гребень цыплят можно обнаружить наличие андрогена в количестве экстракта, эквивалентном 0,5 см³ мочи (общая доза за пять дней на одного цыпленка). Так как испытание обычно проводится на группе цыплят, то практически для проведения такого испытания необходимо иметь экстракт примерно из 5 см³ мочи, считая, что испытание будет проведено на 10 цыплятах.

Б. Экстракт из мочи женщин

Небольшой аналогичный опыт был поставлен для демонстрации возможности обнаружения андрогена в экстракте из мочи женщин. Как видно из табл. 5, обе испытывавшиеся дозы, эквивалентные 0,1 и 0,42 см³ мочи в сутки на цыпленка (или 0,5 см³ и, соответственно, 2,08 см³ за пять дней воздействия), вызвали значительную реакцию. К сожалению, сопоставлять этот опыт с предыдущим нельзя, так как в данном опыте, по независящим причинам, пришлось использовать несколько более старших цыплят, по сравнению с другими опытами (а именно, пятидневных цыплят). Поэтому мы не можем на основании данного опыта делать заключения о количественной разнице в содержании андрогенов в экстрактах из мочи мужчин и женщин.

Таблица 5

Влияние экстракта из женской мочи на рост гребня цыплят

Группа опыта	Суточная доза мочи в см³	Общая доза за 5 дней	Количество цыплят	Средний вес		Пол	Средний вес гребня	
				до опыта	в конце опыта		в отдельности у ♂ и ♀	общий для обеих групп
I	0,1	0,5	3	40	43	♂	23,7	23,6
	0,1	0,5	5	38	42	♀	19,9	
II	0,42	2,08	2	39	41	♂	23,0	21,3
	0,42	2,08	8	36	40	♀	20,9	
Контроль								
III	—	—	8	40	48	♂	11,4	11,4

Изучавшийся метод испытания позволяет обнаружить содержание андрогена в очень небольшой пробе мочи. Практически при проведении испытания для обнаружения андрогенов необходимо иметь экстракт, соответствующий 5 см³ мочи, а возможно и меньше.

Интересно сопоставить наши данные с результатами, полученными другими методами.

По данным Каллоу [8], в 1 л мочи мужчин содержится 2,9 мг ан-

дростерона, а в моче женщин — около 2,5 мг. Если взять наименьшую из испытанных нами доз и провести соответствующие расчеты, то оказывается, что экстракт, эквивалентный 0,1 см³ мочи в сутки, вызывал реакцию. При испытании различных доз химически чистого андростерона (см. выше) выявилось, что для вызывания реакции как минимум необходимо было ¼ γ андростерона в сутки на цыпленка. Таким образом, можно с уверенностью сделать заключение, что в 0,1 см³ мочи содержание андрогенных веществ (в перерасчете на химически чистый андростерон) не менее ¼ γ, т. е., что 1 см³ мочи содержит по крайней мере 2,5 γ, а 1 л мочи по крайней мере 2,5 мг (в обоих случаях в условном перерасчете на биологическую активность андростерона). Ввиду того, что минимально активная доза экстракта из мочи нами определена не была, эти цифры подлежат дальнейшему уточнению и, возможно, они несколько занижены. Однако и в таком предварительном виде они очень близки к тем данным о содержании андрогенных веществ в моче, которые получены химическими методами. Это позволяет думать о том, что: 1) примененная нами методика экстрагирования, несмотря на ее простоту, достаточно полно извлекает андрогенные вещества из мочи и 2) изучаемая биологическая реакция может быть использована для количественного определения андрогенов.

Выводы

1. Минимальной эффективной дозой является ¼ γ андростерона в сутки. Максимальный эффект наблюдается при увеличении дозы до 1 γ в сутки. В пределах указанных доз (от ¼ до 1 γ) с увеличением дозы наблюдается тенденция к значительному увеличению степени реакции, не носящая, однако, закономерного характера. Дальнейшее увеличение дозы сверх 1 γ (например, до 2—3 γ) не приводит к дальнейшему увеличению эффекта.

2. В ряде опытов выявляется как будто несколько бо́льшая реактивность самцов по сравнению с самками. Для окончательного установления этого факта необходим специальный опыт на большей и единообразной по воздействию группе цыплят.

3. Добавление к андростерону эстрона, даже в количествах бо́льших, чем последний, может иметься в экстрактах мочи, не сказывается сколько-нибудь существенно на результатах.

4. При локальном применении андростерона гребень цыплят реагирует на дозу во много раз меньшую, чем при введении препаратов путем инъекций, а именно, в 400 раз меньше, чем указанная в литературе доза для каплунов, и более чем в 200 раз меньшую, чем указанная для цыплят.

5. Изучаемый тест — локальное применение андростерона на гребень цыплят — представляет большие преимущества по сравнению с другими, ныне широко использующимися. Однако он имеет следующие недостатки: 1) довольно значительная индивидуальная изменчивость реакции, не превышающая, впрочем, изменчивость реакции при введении препарата путем инъекций; 2) недостаточное соответствие между возрастанием дозы и изменением эффекта.

Литература

1. Вундер П. А., Успехи совр. биол., XX, 2, 1945 — 2. Кабак Я. М., Endocrinology, 9, 1931; Тр. по динамике развития организма, VII, 1933.— 3. Кабак Я. М., Endocrinology, 10, 1—2, 12, 1932; Тр. по динамике развития организма, VII, 1933.— 4. Кабак Я. М., Практикум по эндокринологии, Сов. наука, М., 1945.—5. Павлова Е. Б., Бюлл. эксп. биол. и мед., XIX, 6, 1945.—6. Юдинцев С. Д., Уч. зап. МГУ вып. XX, 1939.—7. Breneman, Endocrinology, 30, 1942.—8. Callow R. K., Lancet, Sept. 5th, 1936.—9. Callow N. H., Callow K. K. a. Emmens C. W., Biochem.

Journ., XXXII, 8, 1938.—10. Deanesly R. a. Parkes A. S., Lancet. April 11 th, 1936.—11. Deanesly R. a. Parkes A. S., British Med. Journ., 1, 1936.—12. Deanesly R. a. Parkes A. S., Biochem. Journ., XXX, 1936.—13. Duff P. A. a. Darby H. H., Endocrinology, 28, 1941.—14. Emmens C. W., Variables affecting the estimation of androgenic and oestrogenic activity, Medical Research Council, London, Reports on Biological Standarts, V, 1939.—15. Frank R. T. a. Cowork, Endocrinology, 31, 1, 1942.—16. Hamburger K., Halvorsen a. Pedersen J., Acta pharmacologica et toxycologica. 1, 1945 —17. Hoskins W. H., Beach G. W., Coffman J. R. a. Koch F., Endocrinolegy, 28, 1941.— 18. Koch F., Physiol. Rev., 17, 1937.— 19. McCullagh a. Guillet, Endocrinology, 28, 1941.— 20. Международная комиссия по биологической стандартизации, Bull. trimestriel de l'organisation d'hygiene, Société de Nations, Genève, Numero special, 1935; ibid., IV, 3, 1935.—21. Moore C. R. (из кн. E. Allen), Sex and internal secretions, Baltimore, 3 ed., 1939.—22. Parkes A. S., Lancet, Sept. 19th, 1936.—23. Rakoff A. E., Med: clinics of North America, 1942.—24. Zimmerman W., Ztschr. f. physiol. Chem., vol. 233, 257, 1936; ibid., vol. 245, 47, 1937.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XXVII 1948 ВЫП. 1

Рецензии

Проф. Н. А. ЛИВАНОВ, **ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ ЖИВОТНОГО МИРА.** Ученые записки Казанского государственного университета им. В. И. Ульянова-Ленина, т. 105, кн. 3. Зоология, вып. 9, Казань, 1945, 195 стр., 99 рис., тираж 1000 экз.

Несмотря на наличие целого ряда очерков по эволюции животных в виде отдельных статей или глав учебников, в советской зоологической литературе давно ощущается отсутствие подробной, написанной на уровне современной науки книги по филогении животного царства. Поэтому появление труда проф. Н. А. Ливанова весьма своевременно.

Книга состоит из введения и 10 глав. В введении на немногих страницах (стр. 7—20) автор отмечает главнейшие этапы эволюции мертвой и живой природы, начиная с «элементарных частиц» — электронов, протонов и нейтронов и кончая «общественным циклом эволюции» материи. Гл. I посвящена вопросам, связанным с проблемой происхождения многоклеточных, именно путям и закономерностям дифференциации тканей и органов, главным образом на примерах низших Metazoa — кишечнополостных и губок. Все остальные главы посвящены анализу организации и эволюции главнейших групп Metazoa в следующей последовательности: II — происхождение Metazoa, Coelenterata; III — Spongia; IV — Ctenophora; V — Turbellaria; VI — Nemertini; VII— Polychaeta; VIII — Hirudinea; IX — Mollusca; X — Arthropoda.

Содержание книги Н. А. Ливанова не вполне отвечает заглавию, судя по которому можно ожидать изложения и обоснования филогенеза всего животного царства. Автор дает не совсем то, что обещает. Больше подходит к содержанию подзаголовок «Анализ организации типов». Но и он не совсем отвечает содержанию. Целого ряда типов мы не находим. Нет Nemathelminthes, Tentaculata, Chaetognatha, Echinodermata, Chordata.

Среди совершенно обойденных в книге групп оказывается целый ряд классов с недостаточно выясненным систематическим положением и неясным происхождением, например Acanthocephala, Gordiacea, Camptozoa, Priapulida, Bryozoa, Brachiopoda, Pantopoda. Правда, многие из этих групп стоят в стороне от основных «столбовых» путей эволюции, однако это не оправдывает исключения их из книги, посвященной разбору эволюции всего животного царства. Самая трудность истолкования филогенеза этих групп делает анализ их организации особенно интересным.

Автор пишет: «Наша задача не столько описать, сколько на основе установленных закономерностей дать понимание организации главнейших групп многоклеточных животных». Закономерности, которые следует положить в основу анализа, по Ливанову,— закономерности, установленные А. Н. Северцовым, т. е. учение о биологическом прогрессе и ароморфозах, а также учение об идиоадаптациях.

Итак, главное содержание книги — анализ организации групп. На этом фоне филогенетические представления автора высказываются совершенно ясно, хотя иногда и без конкретной картины происхождения разбираемой группы. Автор говорит, что результатом изучения групп должна быть «точная филогения, в противовес традиционным, часто глубоко укоренившимся представлениям периода филогенетических спекуляций. Однако, как увидим, автор не может вполне уберечься от таких спекуляций.

Тема, затронутая автором, необъятна. Несмотря на сравнительно небольшой объем книги, в ней разобрано множество общих вопросов эволюции беспозвоночных. При всей глубине анализа разбираемых групп, имеется тем не менее целый ряд весьма спорных и недостаточно обоснованных положений. Дать исчерпывающий кри-

лический обзор книги в краткой рецензии невозможно. Мы ограничимся главным образом лишь самыми необходимыми замечаниями по более общим вопросам.

Одним из центральных вопросов, затронутых в книге, является проблема происхождения Metazoa. Свои взгляды автор считает достаточно обоснованными фактическим материалом. «Наш краткий набросок происхождения многоклеточного животного не является простой схемой»,— говорит он (стр. 22). В действительности же его гипотеза мало отличается от ланговской, которая в свою очередь есть модификация геккелевской теории гастреи. Филогенетической стадией, предшествовавшей гастрее, Ливанов считает прогастрею — организм, состоящий из наружного мерцательного эпителия и сконцентрированных на заднем полюсе жгутиковых клеток. Внутреннее пространство занято студнем — веществом внутренней среды. По сути дела прогастрея Ливанова очень близка к бластее Геккеля и особенно Ланга. Сходство между ними очень велико, а различия несущественны.

Доказательство существования в прошлом гастреи Ливанов видит в самом факте существования Coelenterata — организмов, построенных по типу гастреи. Однако возражения против гастреи, сделанные еще И. И. Мечниковым, попрежнему остаются в силе. Вероятнее, что примитивным способом гаструляции является иммиграция, а инвагинация представляет собой более совершенный и несомненно вторичный способ (Тихомиров, 1887; Беклемишев, 1944). Кроме того, предполагать полостное пищеварение у первичных Metazoa очень трудно. Поэтому, нам кажется, скорее можно поддерживать теорию паренхимеллы Мечникова, нежели теорию гастреи в любом ее варианте. Впрочем, автор высказывается недостаточно ясно. Гастрею он производит путем инвагинации, но все же признает более примитивной иммиграцию, впадая, таким образом, в противоречие с самим собой (стр. 45 и 47).

Далее, слишком переоценивается эволюционное значение основного вещества на первых этапах формирования Metazoa. Как раз низшие Coelenterata отличаются отсутствием такого вещества, будучи «эпителиальными» организмами. Студень колониальных жгутиконосцев в действительности ничего общего не имеет с «экзоплазмой» (эктоплазмой) и не может рассматриваться как «дегенерировавшая протоплазма». Это просто выделение клеток. Поэтому нет никаких оснований видеть в студне колониальных мастигофор зачаток основного вещества внутренней среды Metazoa, как это делает автор.

Ливанов очень определенно высказывается за сидячий образ жизни колониальных предков губок. Некоторые основания для этого можно найти, но как раз они-то и не использованы автором. У Spongia сохраняется воротничковый тип питающих клеток, свойственный именно прикрепленным жгутиконосцам Protomonadina. У последних воротничок развивается как приспособление к сидячему образу жизни и несовместим со свободным плаванием жгутиконосца. Естественно, все так называемые Choanoflagellata ведут прикрепленную жизнь, кроме малоподвижной колониальной Sphaeroeca, которая обитает в жидком илу (Лаутерборн, 1899). Эти соображения можно было бы положить в основу представления о сидячих колониальных предках губок. Но то, что невозможно для одиночного жгутиконосца, может быть возможным для клеток свободноплавающей колонии. Поэтому хоаноциты губок можно рассматривать как наследие свободноплавающей колонии хоанофлагеллят. Против сидячего образа жизни такой анцестральной колонии говорит и наличие у губок свободноплавающих бластулообразных личинок и личинок типа паренхимулы. Так же как подобные им личинки других Metazoa, они носят палингенетический характер, и развитие с метаморфозом у низших Metazoa, есть первичный способ развития (Ежиков, 1936; Захваткин, 1946). Кстати заметим, что пресловутая Protospongia, часто упоминаемая автором, как выяснено, представляет собой всего лишь обрывок губки.

Наконец, в вопросе о происхождении многоклеточных автор не использовал новых данных о строении бластулообразных личинок губок и морских ежей (Дюбоск и Тюзе, 1933, 1934, 1937; Овасс, 1935), а также исследований по строению и развитию колониальных жгутиконосцев Volvocales (Кушакевич, 1918; Жане, 1922, и др.). Между тем все эти данные позволяют гораздо ближе подойти к проблеме происхождения Metazoa, что показано в чрезвычайно интересных статьях Д. М. Федотова (1938) и А. А. Захваткина (1946).

В гл. II автор дает интересный анализ организации кишечнополостных и, в согласии с Гетте (1903—1907), считает прикрепленные формы первичными, сводя в основном эволюцию книдарий к эволюции полипов. Доказательства этому Ливанов видит в наличии у Coelenterata радиальной симметрии, вырабатывающейся обычно у прикрепленных животных, и в миграции половых клеток из частей полипоидной колонии в почки будущих медуз (по старым данным А. Вейсмана). Вряд ли эти доводы можно признать убедительными. Признание полипов в качестве первичных половых форм влечет за собой представление о вторичном происхождении метагенеза у колониальных Hydrozoa, что мало вероятно. К сожалению, автор не высказывается по поводу очень интересных соображений Д. К. Третьякова (1930) и Д. М. Федотова (1935, 1938), приписывающих основное значение в эволюции книдарий свободноплавающим медузам.

Много места уделяется и вопросу о происхождении Bilateria. Правильно считая теорию Ланга неудовлетворительной, автор, однако, недостаточно глубоко анализи-

рует ее. То обстоятельство, что Platyctenea — настоящие гребневики и имеют цидиппоидную личинку, не есть еще препятствие для теории Ланга, как думает автор. Можно утверждать, как это и делали Ланг и его сторонники, что предки поликлад вели сначала пелагическую жизнь,— это были более или менее типичные гребневики, затем они перешли к ползанию, и это были Platyctenea. Отсутствие спирального дробления у гребневиков тоже не основание отвергать теорию Ланга. Можно возразить автору, что спиральное дробление выработалось впервые именно у поликлад на основе дробления ктенофор. Критикуя Ланга, автор прав только в одном — мюллеровская личинка действительно несравнима с гребневиками. Теория Ланга действительно неприемлема, но по другим соображениям, что хорошо показано В. Н. Беклемишевым (1937, 1944). Соображения эти следующие: 1) организация поликлад отнюдь не является примитивной по сравнению с многими другими турбелляриями, особенно Acoela; весь сравнительноанатомический материал по турбелляриям, независимо от тех или иных взглядов на их происхождение, показывает другое направление эволюции в этом классе; 2) развитие поликлад с мюллеровской личинкой не подтверждает учения Ланга о гомологии орального полюса ктенофор брюшной стороне турбеллярий; 3) напротив, данные по развитию поликлад и Acoela подтверждают гомологию продольной оси турбеллярий главной оси планул и Coelenterata.

Отвергнув теорию Ланга, автор считает неудовлетворительной и теорию Граффа. Он производит турбеллярий непосредственно от гипотетических гастреад, считая, что у первичных и наиболее примитивных турбеллярий уже имелся целентерический кишечник. Acoela, с их пищеварительной паренхимой, при этом считаются вторично упрощенными организмами. Доводы, приводимые автором против первичной примитивности Acoela, неубедительны. Нельзя согласиться с утверждением, что Acoela являются неактивными формами, питающимися почти пассивно. Громадное большинство Acoela весьма подвижно, многие из них активные хищники, имеются такие, которые набрасываются на подвижную, крупную, по сравнению с ними, добычу (турбеллярий, ракообразных). В связи с этим у ряда форм на фоне крайней общей простоты их организации развиваются иногда специализированные и прогрессивные черты.

Так, у некоторых описана поперечнополосатая мускулатура (Вестблад, 1942, 1945). Это указывает на энергичность движений и говорит против общего вторичного упрощения. Но главная причина, заставляющая автора признать бескишечных турбеллярий вторично упрощенными, заключается в невозможности согласовать противоположную точку зрения с монофилетическим происхождением целентерического кишечника. При признании Acoela самыми примитивными из Bilateria пришлось бы появление кишечника у кишечнополостных и турбеллярий признать конвергентными процессами. Между тем, по Ливанову, генетическое единство всех целентерических животных стоит вне сомнений. Против этого, однако, можно возразить. Развитие эпителиального кишечника сопряжено с переходом от исключительно внутриклеточного пищеварения к полостному, которое связано с более активным питанием крупной добычей и может быть осуществлено только одним путем, а именно, образованием постоянной кишечной полости. Следовательно, нет ничего удивительного в возможности независимого формирования кишки в разных ветвях Metazoa — у турбеллярий и целентерат. Подобно этому целом, например, дважды независимо возникал у Metazoa, один раз у Protostomia, другой раз у Deuterostomia.

В настоящее время возможна лишь одна из двух точек зрения на происхождение турбеллярий. По одной из них первичной и исходной группой являются Acoela, по другой — весьма примитивные формы с целентерическим кишечником из низших Rhabdocoela или Alloeocoela. Вторая точка зрения высказывалась еще Бёмигом (1895) и развивается ныне Карлингом (1940). К ней примыкают и взгляды Ливанова. Возражать по существу против этой точки зрения очень трудно. Однако выводы Карлинга основаны на громадном сравнительноанатомическом материале, тогда как доказательства вторичного упрощения Acoela, приводимые автором, как мы видели, недостаточно убедительны. Кроме того, если даже стать на его точку зрения, то все же нельзя общую примитивность Acoela толковать как вторичное явление, за исключением отсутствия кишечника. В организации Acoela вообще много глубоко примитивных черт, которые выпадают из поля зрения автора (особенности покровного эпителия, эпителиально-мускульные клетки, примитивность нервной системы, статоцист, отсутствие протонефридиев и др.). Поэтому странным и неоправданным представляется примечание автора на стр. 100 о том, что якобы трудно понять организацию турбеллярий по описанию Беклемишева («Руководство по зоологии», т. I, 1937), выводящего их эволюцию из Acoela.

Большой шаг вперед, по нашему мнению, представляет собой признание опорной функции целома в качестве основной и первичной. Удачно также решается вопрос о первых этапах развития метамерии у предков аннелид. Появление метамерии, по автору, начинается с развития органов движения — метамерных параподий. Движение посредством параподий в сочетании с синусоидальным движением тела заменило перистальтические и синусоидальные движения предков. Представляет интерес также и миоцельная теория целома, выдвигавшаяся автором еще в 1933 г. Она интересна прежде всего как нечто свежее в старом вопросе о происхождении целома, хотя его

не решает. Считая, что «из первоначально чисто мезенхиматозной закладки поликлад, путем дифференцировки в мускулатуре, прилегающей к кишечнику», образуется масса опорного жидкого трансудата — первый зачаток целома, автор явно недооценивает значение целомических стенок. Главное, по его мнению, содержимое целома — трансудат из окружающих тканей. Такое представление ошибочно и никого не может удовлетворить. Целом нечто большее, нежели просто скопление жидкости. Известное выражение Клейненберга, что целом это дыра и только, конечно, неверно. Целом это мешковидный орган, обладающий не только собственными протоками (целомодуктами), но и иными дифференцировками. Чтобы объяснить его происхождение, недостаточно показать, как появилась в нем жидкость, надо прежде всего объяснить происхождение его стенок. Между тем автор ничего не говорит об их природе, считая, повидимому, что этот вопрос не заслуживает внимания. Местами из текста даже можно сделать вывод, что стенки целома производятся непосредственно из мускулатуры, что совершенно неприемлемо. Поэтому миоцельная теория не решает вопроса о происхождении целома, хотя и намечает некоторые пути к его разрешению.

Гораздо естественнее допустить, что целом аннелид (и Protostomia вообще) есть новообразование, возникшее из мезодермального зачатка предков.

В одном месте (стр. 167) автор говорит, что от неспециализированных первичных аннелид — Archicoelomata — берут свое начало иглокожие и хордовые, наравне с аннелидами. Отсюда видно, что он придает своей теории значение универсальной, т. е. такой теории, которая может объяснить происхождение вторичной полости тела у всех Coelomata. Между тем данные сравнительной анатомии и эмбриологии определенно указывают на независимое происхождение целома у Protostomia и Deuterostomia. С выведением вторичноротых из аннелид нельзя согласиться. Самое удовлетворительное объяснение происхождения целома у вторичноротых дает энтероцельная теория, тогда как для первичноротых правильнее предположить новообразование целома. Однако первичный зачаток целома в обеих ветвях Metazoa является общим в том смысле, что по происхождению имеет близкое отношение к энтодерме.

При современном рассмотрении вопроса о происхождении метамерии аннелид невозможно не учитывать теорию П. П. Иванова о первичной гетерономности сегментированных животных, природы и особенностей ларвальной и постларвальной сегментации. Решение этого вопроса зависит от того, какое филогенетическое значение придается явлениям первичной гетерономности.

Если предположить, что ларвальные сегменты филогенетически предшествовали постларвальным, как это наблюдается в онтогенезе, т. е., другими словами, что первичные аннелиды состояли только из ларвальных сегментов (П. П. Иванов, 1937, стр. 733), то вопрос о происхождении метамерии ларвальной и постларвальной следует разбирать отдельно. Подробный анализ всей проблемы сделан Беклемишевым (1944), который пришел к выводу, что ларвальная сегментация возникла как метамерия дифференцировки упорядочения органов, тогда как сегментация постларвального тела должна объясняться иначе. И действительно, для ларвальных сегментов характерно, что, во-первых, они образуются все одновременно и, во-вторых, сегментация их начинается с эктодермальных органов.

Взгляды Ливанова на происхождение аннелид в общем (если исключить вопрос о происхождении целома и вопрос о систематической принадлежности анцестральных форм) сродни взглядам Ланга и Э. Мейера. В основе всех этих гипотез лежат представления о единовременной метамеризации органов вдоль всего тела первоначально неметамерного предка. Однако принципом метамерного упорядочения можно объяснить возникновение сегментации только в ларвальном теле аннелид. Для постларвальных сегментов этот принцип не подходит.

Итак, теорию Ливанова можно было бы принять только применительно к ларвальному телу полимерных аннелид и для олигомерных аннелид, вроде Dinophilus. Но даже и в таком ограничении теория автора требует существенных поправок.

Как известно, ведущую роль в образовании ларвальной метамерии играет сегментация наружная, затрагивающая эктодерму и ее производные. Мезодерма играет подчиненную роль. Она сегментируется зависимо, под влиянием эктодермальной сегментации (П. П. Иванов, 1937, 1944). Сплошь и рядом ларвальная мезодерма вовсе не эпителизируется и не сегментируется, оставаясь аморфным, рыхлым скоплением клеток, и такое ее состояние, несомненно, является первичным (некоторые Polychaeta, Dinophilus, эмбрионы Entomostraca). Если же и в ларвальных сегментах образуются целомические мешки, как это бывает у ряда специализированных форм среди полихет и у зародышей хелицерат, многоножек и насекомых, то это уже явление вторичное. Крайнее выражение этого явления — вторичное образование целомических пузырьков у эмбрионов многоножек и насекомых не только в лавральных сегментах, но и в преантеннальной и даже лабральной областях, которые заведомо не являются сегментами и первично не могли обладать целомом.

Отсюда ясно, что вряд ли можно связывать образование сегментированного целома с возникновением метамерии вообще. У первичных аннелид, состоявших только из ларвальных сегментов, сегментированного целома не могло быть. Не было у них также целомодуктов, поскольку эти органы в ларвальных сегментах отсутствуют

Сегментированный целом появился, вероятно, после образования наружной, ларвальной метамерии, одновременно с постларвальным телом (П. П. Иванов, 1937).

Теория происхождения аннелид Ливанова была бы удовлетворительной, если бы он показал, что различия между ларвальными и постларвальными сегментами аннелид имеют характер чисто эмбриональных приспособлений, выработавшихся вторично у примитивных полимерных аннелид. Вообще говоря, такое решение вопроса логически допустимо, но его надо обосновать, а для этого необходим анализ организации аннелид на основе учения о первичной гетерономности. Между тем автор совершенно игнорирует теорию П. П. Иванова, даже не упоминая о ней.

Говоря о происхождении моллюсков, автор и в этом вопросе обходит теорию первичной гетерономности, тогда как правильное решение и здесь возможно только на ее основе. Разбирая черты строения разных классов моллюсков, Ливанов касается и вопроса о природе асимметрии у брюхоногих. Наиболее совершенными он считает теории Ланга и Нэфа, но ставит эти столь различные и противоположные концепции как бы на одну доску. Затем он излагает свою точку зрения, и она оказывается упрощенной теорией Ланга, которая ныне имеет лишь исторический интерес.

Относительно происхождения и филогении Arthropoda автор высказывается очень мало. Членистоногие произошли от аннелид. Трилобиты дали начало Crusiacea и Xiphosura; от последних берут начало Arachnoidea. Такова схема филогенетических представлений автора. Эта тема осталась недостаточно развитой. Связь трилобитов с ракообразными сомнительна, и если автор настаивает на ней, то он должен был обосновать свою точку зрения. Как смотрит автор на происхождение трахеат — остается неясным. К сожалению, совсем не отражены соображения Федотова (1924) о взаимоотношениях между главными группами членистоногих и взгляды П. П. Иванова (1940), вытекающие из его исследований над развитием Xiphosura, Myriapoda и Insecta. Учение о ларвальных и постларвальных сегментах могло бы помочь и в анализе членистоногих, но автор к нему не прибегает.

В главе, посвященной анализу организации Arthropoda, имеются некоторые высказывания, вызывающие недоумение. Так, указывается, что у Malacostraca число брюшных сегментов стабилизировалось на пяти (стр. 175), что у пауков в состав тела входят 15 сегментов (стр. 176), что среди ракообразных лишь одна Nebalia имеет во взрослом состоянии и максиллярные и антеннальные железы (стр. 178). В составе головы Protracheata автор считает, кроме акрона и антеннального сегмента, еще только интеркалярный и мандибулярный, забывая о сегменте околоротовых папилл.

Далеко не решенный и спорный еще вопрос о сегментарном составе головы у членистоногих излагается как нечто окончательно установленное. Утверждается, что хелицеры Chelicerata гомологичны мандибулам других членистоногих, с чем нельзя согласиться, во-первых, потому, что они иннервируются, как и вторые антенны, от тритоцеребрума, и, во-вторых, потому, что принадлежат первому ларвальному сегменту и, следовательно, отвечают вторым антеннам. Далее, утверждается, что голова всех артропод, кроме протрахеат, слагается из акрона и пяти сегментов. Однако Снодграсс (1938) показал, что у целого ряда ракообразных такой головы нет. Относительно происхождения трахей Ливанов склонен придерживаться теории Бернара, по которой трахеи паукообразных произошли из пучков щетинконосных мешков невроподий, а трахеи трахеат из таковых же нотоподий. Теории Бернара противоречит множество фактов, и она не заслуживает ныне серьезного обсуждения. Наконец, вряд ли можно согласиться с общей характеристикой членистоногих, которой заканчивается глава об этом типе. Так, по автору, организация артропод, хотя и представляет собой «завершение» эволюции аннелид но «завершение крайне оригинально однобокое». Проявление этой «однобокости» автор видит в выработке защитной хитиновой кутикулы и в коррелятивных перестройках «почти всех систем органов, особенно же целомического комплекса, гармонично развивавшегося у аннелидообразных предков». Однако нельзя уклонения от аннелидного плана строения обязательно считать нарушениями «гармоничности». План строения членистоногих не менее гармоничен, чем у аннелид, но только это — «гармония» в своем особом роде. Нельзя согласиться также с утверждением, что артроподы не обнаруживают общего повышения организации.

Мы останавливались главным образом на центральных проблемах филогенеза беспозвоночных. Но значительную часть рассматриваемого труда составляет анализ организации отдельных типов и классов. Эта часть наиболее удачна. Большинство анализов очень последовательно и глубоко, и все весьма интересны. Особенно это относится к немертинам, полихетам и пиявкам. Характеристики этих групп ясно обрисовывают взаимоотношения между Turbellaria, Nemertini и Annelides. Тем досаднее, что автор и здесь остается верен себе и при разборе аннелид и артропод не учитывает явлений первичной гетерономности.

Автор не приводит списка литературы, почему трудно решить, в какой мере он использовал новую литературу. Из текста, однако, видно, что ряд новых работ учтен недостаточно. Особенно досадно, что мало использованы работы русских авторов, писавших о филогении беспозвоночных или по вопросам, с ней связанным. Таковы работы Кушакевича, Шимкевича, Тихомирова, Третьякова, Ежикова, Беклемишева, Федотова (морфология, филогения), Иванова (теория первичной гетеро-

номности), Догеля (принцип олигомеризации и полимеризации органов), Захваткина и др.

В общем же книга проф. Ливанова является ценным вкладом в науку и будет иметь значение для дальнейшего развития советской зоологии. Если мы могли отметить ряд недостаточно доказанных положений по некоторым общим вопросам филогении, то надо иметь в виду, что в большинстве своем они еще спорны и допускают противоречивые толкования. К сожалению, все же книга не заполняет целиком пробела в нашей научной и учебной литературе.

Очень жаль также, что книга мало доступна: она отсутствует в большинстве библиотек, виной чему очень небольшой тираж издания.

А. В. Иванов

Проф. М. М. КОЖОВ, Животный мир оз. Байкал, Иркутское областное издательство, 1947, 303 стр., 107 рис. на отдельных таблицах, тираж 5000 экз.

Книга проф. М. М. Кожова безусловно представляет большой интерес как для зоолога, так и для географа, и появление ее надо очень приветствовать. Животный мир оз. Байкал, одной из естественных жемчужин нашей страны, за последние годы изучался очень интенсивно; почти по всем группам накопились новые данные, в некоторых случаях совершенно меняющие наши представления о систематике и зоогеографии этих групп. Некоторые группы изучены вообще впервые: Harpacticidae (Боруцкий, 1932), Ostracoda (Бронштейн, 1930, 1939); другие заново переисследованы: инфузории (Гаевская, 1935), Isopoda (Бирштейн, 1939), Amphipoda (Базикалова, 1945), моллюски (Кожов 1936); наконец, по некоторым получены новые данные по их распространению вне Байкала: Polychaeta (Сластников, 1940; Кожов, 1942), мшанки (по нашим данным, Пирожников, 1937; Грезе, 1947) и т. д.

Книга состоит из введения, в котором дается географическая «справка» о Байкале и краткий очерк исследования его фауны, и трех частей. Первая часть посвящена систематическому описанию всех найденных в Байкале групп животных, начиная с одноклеточных и кончая млекопитающими, вторая — зоогеографии и истории и, наконец, третья — распределению фауны и ее экологии.

Часть I содержит описание всех групп животных Байкала, причем для каждой из них дается краткий зоогеографический анализ и приведен список главнейшей литературы. Глава эта, насколько можно судить, дает вполне объективное изложение фактов как в отношении систематического положения представителей байкальской фауны, так и в отношении их зоогеографической характеристики. Глава эта иллюстрирована 59 рисунками представителей различных групп. К сожалению, часть этих рисунков не совсем удачна как по подбору, так и по выполнению. В этом отношении особенно приходится отметить рис. 23, 31, 32, 38, 39 и все рисунки по моллюскам. Жаль, что такие любопытные формы, как Baicalia ciliata (рис. 58, *5*), Liobaikalia stiedae (рис. 58, *6*), совершенно пропадают. В довольно жалком виде изображен и тюлень (рис. 67)! Останавливаюсь на рисунках, так как книга эта рассчитана не только на специалистов-зоологов, но и на широкий круг читателей, которым, конечно, очень важно на рисунках увидеть своеобразие байкальских животных.

Вторым досадным дефектом этой части являются довольно многочисленные опечатки в транскрипции латинских названий.

В заключении этой главы дана общая сводка фауны Байкала, в которой указано 1003 вида (с двумя пропущенными видами гидр их будет 1005) различных животных, из которых на первом месте стоят одноклеточные (320 видов), далее гаммариды (230 видов), моллюски (84 вида) и т. д., причем указаны группы, по которым необходима систематическая ревизия (ресничные черви, пиявки), а также те, по которым еще мало данных (Chironomidae, Tardigrada, свободноживущие нематоды), что, естественно, очень полезно для будущих исследователей фауны Байкала.

Часть 2 является по сути дела основной частью книги; в ней разбирается такой сложный и дискуссионный вопрос, как происхождение фауны Байкала. Напомним, что этому вопросу посвящен ряд работ акад. Л. С. Берга (1910, 1922, 1934, 1937) и покойного Г. Ю. Верещагина (1930, 1940); по нему высказывались также почти все авторы, работающие по фауне Байкала (Зенкевич, Гаевская, Бронштейн, Бирштейн, Абрикосов и др.). При этом существуют две диаметрально противоположные точки зрения — морского генезиса части байкальской фауны (Верещагин) и древнепресноводного характера ее (Берг и большинство других авторов). В начале этой части автор разбирает вопрос о наличии в Байкале двух фаун — общесибирской (по нашему мнению, эта фауна могла бы именоваться более широко — общепалеарктической, так как представители ее в большинстве своем широко распространены в Палеарктике) и собственно (по выражению автора, «коренной») байкальской. Указывая на

их специфическое распространение и почти полную несмешиваемость, автор, по нашему мнению, достаточно убедительно доказывает, что основным фактором этой несмешиваемости является температурный режим. Далее автор рассматривает вопрос о положении Байкала в системе зоографических делений и правильно отвергает мнение Г. Ю. Верещагина, который, предлагая считать Байкал «особой биогеографической единицей, промежуточной между морскими и пресноводными единицами», расценивает Байкал как байкальскую подобласть палеарктики.

Затем автор переходит к основному вопросу этой части, а именно к вопросу о происхождении байкальской фауны. В этом вопросе автор, по нашему мнению, недостаточно четко формулирует свое мнение, а у него, как ведущего нашего работника по Байкалу, оно безусловно должно быть и от него хотелось бы услышать более чем «некоторые соображения» (стр. 101). Автор излагает точки зрения как акад. Л. С. Берга, так и покойного Г. Ю. Верещагина, справедливо критикует их, но делает это недостаточно убедительно и четко, в связи с чем цельного впечатления о его собственных взглядах не получается. Ведь основным спорным вопросом в дискуссии о происхождении фауны Байкала является вопрос о так называемых «морских элементах» в его фауне. С одной стороны, автор как будто бы соглашается с Г. Ю. Верещагиным, что такие элементы в Байкале имеются, и на стр. 105 пишет, что термин Верещагина «морской» элемент «довольно верно отражает вкладываемое в него содержание: это выходцы из моря» (разрядка наша). Через три страницы, на стр. 108, автор, наоборот, пишет: «В представлении Г. Ю. Верещагина о путях проникновения в Байкал древних «морских» элементов фауны нет достаточной определенности» (разрядка наша). Нам кажется, что автор должен был бы более решительно возразить Верещагину и показать, что никаких морских элементов в Байкале нет, за исключением нескольких недавних иммигрантов из северных морей. Ведь автор сам на стр. 106—107 пишет: «Геологические и палеонтологические данные указывают на то, что ближайшим к Байкалу районом, где имеются несомненные следы мезозойского моря, является восточное Забайкалье, где обнаружены нижне- и среднеюрские морские отложения, прослеженные на запад до 115° в. д.», т. е. примерно на 6°5' восточнее Байкала, добавляем мы. Далее автор пишет (стр. 107): «Никаких следов моря более поздних эпох до сих пор в Забайкалье или в Монголии не обнаружено» (разрядка наша). Таким образом, автор совершенно ясно показывает, что если море и было в районе Байкала, то бесконечно давно никаких «реликтов» в Байкале оставить не могло, а следовательно, никаких «морских» элементов в нем и нет (за исключением выходцев с севера).

Автор высказывает предположение, что предки, как он пишет, «наиболее загадочных» элементов фауны Байкала получили свое начало из моря Тетис, как это безусловно имеет место с некоторыми элементами фауны различных окраинных водоемов Палеарктики; при этом он ссылается на некоторые примеры, в частности на распространение пресноводных и солоноватоводных кишечнополостных (сем. Moerisiidae). Распространение этой группы безусловно связано с Тетисом. К этому можем прибавить, что аналогичное распространение имеет солоноватоводный род Victorella (Bryozoa, Gymnolaemata) (наши неопубликованные данные). Безусловно такого же типа и распространение рода Manajunkia (в широком смысле), но говорить о влиянии Тетиса на фауну Байкала, по нашему мнению, не приходится. Что касается путей проникновения в Байкал Manajunkia, о которой единственно можно говорить как о «реликте» Тетиса, то более правильно предположить, что она проникла в Байкал и прилегающий район из северных морей вместе со всем северным комплексом.

Часть 3 по своему объему является наиболее крупной и занимает примерно 60% всей книги. Вместе с тем она наиболее оригинальна и содержит ряд материалов автора, полученных им за время его многолетних работ на Байкале и частично публикуемых в этой книге впервые; сюда относятся прежде всего данные по биомассе фауны Байкала. Автор делит Байкал на прибрежно-соровую зону и открытый Байкал, где он различает, в свою очередь, тоже зоны: литораль (0—20 м глубины), сублитораль (20—70 м), супрабиссаль (70—250 м) и, наконец, абиссаль. Таким образом, в схеме автора получается некоторая путаница. С одной стороны, прибрежно-соровая зона как бы совпадает с литоральной зоной, а с другой — резко от нее отличается, поскольку в первой обитают в основном представители общесибирской (по-нашему, общепалеарктической) фауны с очень небольшой примесью «коренных байкальцев». Здесь, таким образом, отличия не экологические, что обычно имеет место в различных зонах, а зоогеографические. Ввиду этого термин «зона» в первом случае неудачен. По нашему мнению, лучше было бы выделить эту часть Байкала в особую переходную провинцию байкальской подобласти, в отличие от собственно байкальской провинции, в которую войдет остальной Байкал с соответствующими подразделениями, горизонтальными и вертикальными.

В заключение описания распределения бентоса по отдельным зонам автор делает общие выводы о биомассе бентоса Байкала. Сравнивая их с таковыми о биомассе других водоемов, автор пишет, что сравнение это получается «далеко не в пользу Байкала». Но автор проводит сравнение с рядом морей и Каспием, что безусловно

и отражается в таком невыгодном для Байкала результате. Было бы гораздо естественнее произвести сравнение с большими пресноводными водоемами, тогда результаты получились бы безусловно другие и более показательные.

Глава VIII этой части посвящена жизни в толще вод Байкала, т. е. зоопланктону и пелагическим рыбам, причем, как и в отношении бентоса, здесь изложены не только качественные, но и количественные данные. Эта глава, при почти полном отсутствии данных о планктоне Байкала, безусловно имеет самодовлеющий интерес.

Заключительная глава книги посвящена продуктивности Байкала, причем автор приходит к выводу, что органическая продукция Байкала при современном уровне техники промысла используется человеком пока лишь в малой доле, т. е. что Байкал может дать в дальнейшем значительно больше, чем дает сейчас.

В заключение надо еще раз отметить, что, несмотря на не совсем удачную главу II второй части, книга проф. М. М. Кожова нужна, полезна и интересна. Выход ее безусловно вновь привлечет внимание к Байкалу как к интереснейшему водоему мира и еще раз покажет, какие исключительно ценные как практически, так и теоретически, уголки имеет наша великая страна.

Г. Г. Абрикосов



СОДЕРЖАНИЕ

Редактор академик *Е. Н. Павловский*

Под. к печ. 12. II 1948 г. А-00118 Печ. л. 6

Уч.-изд. л. 9,4 Зак. 3807 Тираж 3200 экз.

2-я тип. Издательства Академии Наук СССР. Москва, Шубинский пер., 10.

Цена 9 руб.